ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 94

9

СЕНТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2009

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **И. И. Шамров**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректоры *Н. И. Журавлева* и *Ф. Я. Петрова*
Компьютерная верстка *Н. М. Крыловой*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 94, № 8: 31.08.2009.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 18.08.2009. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.3. Уч.-изд. л. 16.7. Тираж 350 экз. Тип. зак. № 1195. С 163

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.2

© Ф. Б. Шкундина, Г. А. Гуламанова

ПЛАНКТОННАЯ АЛЬГОФЛОРА РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕР РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

F. B. SHKUNDINA, G. A. GULAMANOVA. PLANKTONIC ALGAL FLORA IN POLYTYPIC LAKES OF THE REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

Башкирский государственный университет
450074 Уфа, ул. Фрунзе, 32
Факс (347)228-06-57
E-mail: Shkundinafb@mail.ru
Поступила 21.09.2007
Окончательный вариант получен 14.07.2008

Исследованы планктонные водоросли разнотипных озер Республики Башкортостан (пойменные, карстовые, тектонические), в которых сформировался четвертый тип эвтрофиного диатомового планктона (Hutchinson, 1967) с доминированием (хотя бы единожды) диатомовых водорослей. Видовое разнообразие планктонной альгофлоры уменьшается в ряду: пойменные, карстовые, тектонические озера. По степени видового разнообразия преобладают *Bacillariophyta* и *Chlorophyta. Cyanophyta* имели наибольшее видовое разнообразие лишь в пойменных озерах.
Ключевые слова: водоросли, планктон, пойменные, карстовые, тектонические озера, Республика Башкортостан.

Первые сведения о фитопланктоне озер Башкирии опубликованы по результатам комплексной экспедиции АН СССР в 1929—1931 гг. Следует отметить, что описывались лишь массовые виды водорослей. В 1941—1942 гг. были предприняты альгологические исследования на оз. Кандрыкуль (Ролл, 1947). Здесь было выявлено 113 видов и внутривидовых таксонов водорослей, в составе которых доминировали *Asterionella formosa* Hass., *Synedra acus* Kütz., *S. ulna* (Nitzsch.) Ehr. var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun., *Pseudosphaerocystis planctonica* Woronich. Было найдено и несколько редких видов.

Систематические исследования фитопланктона озер Башкирии начались с 1978 г. (Шкундина, 1983). Детально было обследовано оз. Кандрыкуль. Эпизодически исследовалась альгофлора озер Асликуль, Упканныкуль, Большое и Святое (Шкундина, 1989). В оз. Кандрыкуль обнаружено 172 вида и внутривидовых таксонов водорослей. Абсолютный максимум биомассы наблюдался за счет развития *Ceratium hirundinella* (O. Müll.) Bergh. Синезеленые водоросли в этом водоеме доминировали по численности на протяжении всего вегетационного периода.

В пробах фитопланктона в оз. Асликуль нами было обнаружено 56 видов и внутривидовых таксонов водорослей. По численности доминировали хлорококковые водоросли, а по биомассе — диатомовые. В оз. Упканныкуль зарегистрировано 48 видов и внутривидовых таксонов водорослей, в оз. Святое — 47, в оз. Большое — 36 видов. По числу видов в озерах Упканныкуль и Большое преобладали зеленые водоросли, а в оз. Святое — диатомовые.

В период 1999—2001 гг. нами был исследован фитопланктон пойменных озер р. Белой в Бирском р-не Башкортостана (Шкундина, Денисова, 2002). В нем обнаружены 302 вида и внутривидовых таксона водорослей из 7 отделов, 13 классов, 26 порядков, 47 семейств и 67 родов. Преобладают по числу видов зеленые и диатомовые. Группу видов, создающих основу численности и биомассы, слагают диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли.

Целью настоящего исследования явилось сравнительное изучение планктонной альгофлоры разнотипных озер Республики Башкортостан.

Нами обследовано 5 озер, расположенных в лесостепной и степной зонах республики: Яктыкуль, Кандрыкуль, Асликуль, Шамсутдин, Татыш. Все перечисленные водоемы имеют природоохранное значение, уникальный растительный и животный мир и широко используются для отдыха. Это особенно остро ставит проблему антропогенного эвтрофирования этих водоемов и разработки мероприятий по их охране и рациональному использованию.

Материал и методика

Материалом для работы послужили 90 проб фитопланктона, отобранные в двух карстовых (озера Асликуль и Кандрыкуль), двух пойменных (озера Шамсутдин и Татыш) озерах и тектоническом озере Банное (Яктыкуль) (табл. 1). Пробы отбирали в вегетационные периоды 2005—2006 гг. Отбор проб осуществляли батометром Руттнера на глубоководных станциях и простым зачерпыванием с поверхности в зарослях. Пробы объемом 0.5 л фиксировали 40 %-м раствором формальдегида и концентрировали общепринятым осадочным способом с последующим отцеживанием до 50 мл (Федоров, 1979; Водоросли.., 1989).

При анализе систематической структуры отдел *Cyanophyta* рассматривался по K. Anagnostydis, J. Komárek (1986, 1988), Komárek, Anagnostydis (1989), отделы *Euglenophyta, Dinophyta, Chrysophyta* — по З. И. Ветровой (1989), отдел *Bacillariophyta* — по F. Round с соавт. (1990), отдел *Xanthophyta* — по А. М. Матвіенко, Т. В. Догадіной (1978), И. И. Васильевой-Кралиной (1999), отдел *Chlorophyta* — по П. М. Царенко (1990) и Г. М. Паламарь-Мордвинцевой (Водоросли.., 1989).

В качестве показателей систематического разнообразия использовались пропорции флоры: среднее число видов в семействе (в/с), среднее число родов в семей-

ТАБЛИЦА 1

Описание исследованных озер (по: Гареев, 2001; Реестр.., 2006)

Характеристики	Названия озер				
	Яктыкуль	Асликуль	Кандрыкуль	Шамсутдин	Татыш
Происхождение	Тектоническое	Карстовое	Карстовое	Пойменное	Пойменное
Минерализация	Пресноводное	Олигогалинное	Олигогалинное	Пресноводное	Пресноводное
Длина, км	4.06	7.1	6.55	8.0	4.0
Ширина, км	1.89	3.3	2.38	0.27	0.20
Площадь, км^2	7.7	23.5	15.6	3.2	0.038
Средняя глубина, м	10.6	5.1	7.2	6.5	3.0
Максимальная глубина, м	28	8.1	15.6	11.8	7.0

стве (р/с), среднее число видов в роде (в/р) (Шмидт, 1984). Для анализа сходства систематической структуры флоры водорослей применялся коэффициент общности видового состава Сёренсена—Чекановского (Шмидт, 1980, 1984). Расчет производили по формуле

$$K_{S-C} = \frac{2c}{a + b},$$

где c — число видов, общих для двух флор, a — число видов в первой флоре, b — число видов во второй флоре.

Результаты и обсуждение

Систематическая структура флоры водорослей

За период 2005—2006 гг. было выявлено 205 видов и внутривидовых таксонов водорослей (табл. 2). Распределение числа видов по отделам представлено на рис. 1.

Ведущую роль в формировании фитопланктона озер играют *Bacillariophyta.* Наиболее представительным был класс *Bacillariophyceae.* Среди порядков в данном классе по числу видов выделяется *Naviculales* (табл. 3). Наиболее разнообразно были представлены роды *Navicula, Nitzschia, Cymbella.*

В классе *Fragilariophyceae* разнообразными были роды *Synedra* (5 видов и внутривидовых таксонов) и *Fragilaria* (4 вида). Класс *Coscinodiscophyceae* включал всего 4 вида.

Среди зеленых водорослей доминируют *Chlorophyceae*, представленные 50 видами и внутривидовыми таксонами (74.6 % от общего числа видов отдела *Chlorophyta).* В порядке *Chlorococcales* наибольшим разнообразием характеризовались роды *Ankistrodesmus* и *Tetraëdron* (табл. 3). Ведущими семействами были *Selenastraceae* и *Scenedesmaceae.* В классе *Conjugatophyceae* было выявлено 17 видов и внутривидовых таксонов. Ведущим семейством было *Desmidiaceae* с родами *Cosmarium, Staurastrum* и *Staurodesmus.*

ТАБЛИЦА 2

Характеристика фитопланктона исследованных озер

Отдел	Число таксонов						Пропорции флоры		
	классов	порядков	семейств	родов	видов и внутривидовых таксонов	доля от общего числа видов, %	в/с	р/с	в/р
Cyanophyta	1	3	5	14	30	14.6	6	2.8	2.1
Chlorophyta	2	4	15	30	67	32.7	4.5	2	2.2
Bacillariophyta	3	11	15	24	82	40.0	5.5	1.6	3.4
Euglenophyta	1	1	1	3	16	7.8	16	3	5.3
Dinophyta	1	1	1	3	3	1.5	3	3	1
Chrysophyta	1	1	1	4	4	1.9	4	4	1
Xanthophyta	2	2	2	3	3	1.5	1.5	1.5	1
Всего	11	23	40	81	205	100	5.1	2.02	2.5

Примечание. в/с — среднее число видов в семействе, р/с — среднее число родов в семействе, в/р — среднее число видов в роде (родовая насыщенность).

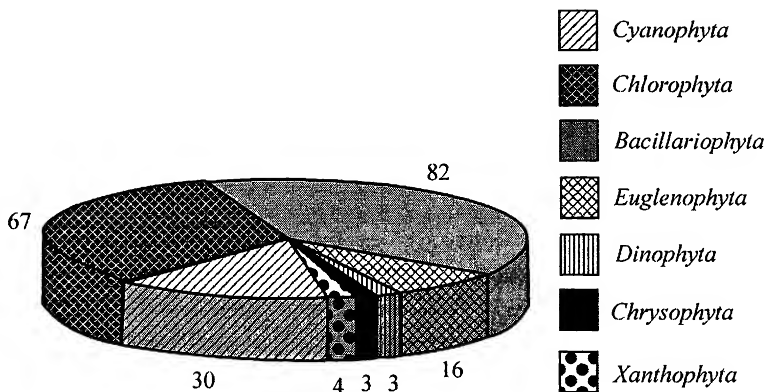


Рис. 1. Распределение числа видов планктонных водорослей по отделам. Цифры — число видов.

Среди *Cyanophyta* разнообразными были роды порядка *Nostocales: Phormidium* (5 видов) и *Anabaena* (4 вида). В порядке *Chroococcales,* представленном сем. *Microcystaceae,* выделяется род *Dactylococcopsis,* включающий 4 вида и внутривидовых таксона.

Эвгленовые водоросли представлены родами *Euglena, Phacus, Trachelomonas* (табл. 3).

Золотистые водоросли *(Chrysophyta)* в исследованных озерах были представлены 4 видами: *Chromulina ovalis* Klebs., *Chrysococcus rufescens* Klebs., *Dinobryon divergens* Imhof, *Synura petersenii* Korsch.

В отделе динофитовых водорослей (*Dinophyta*) обнаружены повсеместно распространенные виды: *Ceratium hirundinella* (O. Müll.) Bergh., *Glenodinium quadridens* (Stein) Schill., *Peridinium cinctum* (O. Müll.) Ehr., способные при массовом развитии вызвать «цветение» воды.

В отделе *Xanthophyta* выявлены *Chlorokardion pleurochloron* Pasch., *Bumilleriopsis petersiniana* Visch. et Pasch. и *Centritractus belonophorus* Lemm.

При анализе показателей систематического разнообразия флоры необходимо учитывать соотношение между численностью видов, родов и семейств (Толмачев, 1974). По мнению В. М. Шмидта (1980, 1984), более богатые флоры отличаются повышенными значениями пропорций флоры и родового коэффициента.

Для флоры исследованных озер получены низкие значения общего родового коэффициента — 2.5 (табл. 2), что объясняется наличием большого числа маловидовых родов (из 81 рода 56 одно- или двувидовые).

В результате сравнения значений родового коэффициента по отделам стало очевидным, что наибольшим видовым богатством характеризуется отдел *Euglenophyta* (родовой коэффициент — 5.3). *Bacillariophyta* менее разнообразны в видовом отношении (3.4), несмотря на свое лидирующее положение по числу видов. Родовой коэффициент отделов *Chlorophyta* и *Cyanophyta* составил 2.2 и 2.1 соответственно. Список замыкают *Chrysophyta, Dinophyta* и *Xanthophyta* с родовым коэффициентом 1.0.

Анализ спектра ведущих таксонов различного ранга, входящих в состав планктонной альгофлоры исследованных озер, показал: на уровне порядков первое место с большим преимуществом занимает *Chlorococcales* — 19.2 %, на втором месте *Naviculales* — 12.0 %, за ними следуют *Chroococcales* — 6.8 % (табл. 3). Последующие места, с небольшим отрывом, поделили между собой *Desmidiales* и *Euglena-*

ТАБЛИЦА 3

Вклад ведущих таксонов в состав фитопланктона

Ранговое место	Порядки	Число видов, разновидностей	Доля во флоре,%	Ранговое место	Семейства	Число видов, разновидностей	Доля во флоре, %
1	*Chlorococcales*	48	23.4	1	*Naviculaceae*	20	9.8
2	*Naviculales*	30	14.6	2	*Microcystaceae*	17	8.3
3	*Chroococcales*	17	8.3	3	*Euglenaceae*	16	7.8
4, 5	*Euglenales*	16	7.8	4	*Desmidiaceae*	15	7.3
4, 5	*Desmidiales*	16	7.8	5, 5	*Fragilariaceae*	13	6.3
6, 5	*Fragilariales*	13	6.3	6, 5	*Selenastraceae*	13	6.3
6, 5	*Cymbellales*	13	6.3	7, 5	*Chlorellaceae*	9	4.4
8	*Oscillatoriales*	9	4.4	7, 5	*Scenedesmaceae*	9	4.4
9	*Bacillariales*	8	3.9	9	*Bacillariaceae*	8	3.9
10	*Achnanthales*	5	2.4	10	*Pinnulariaceae*	7	3.4

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Ранговое место	Роды	Число видов, разновидностей	Доля во флоре, %
1	*Navicula*	20	9.8
2, 5	*Ankistrodesmus*	8	3.9
2, 5	*Staurastrum*	8	3.9
4, 5	*Nitzschia*	7	3.4
4, 5	*Tetraëdron*	7	3.4
7	*Euglena*	6	2.9
7	*Cymbella*	6	2.9
7	*Cosmarium*	6	2.9
9, 5	*Phacus*	5	2.4
9, 5	*Trachelomonas*	5	2.4

les с равным вкладом 6.4 %. Порядки *Cymbellales* и *Fragilariales* образуют следующую группу со вкладом 6.2 %. Участие во флоре остальных порядков незначительно.

Как известно, общая доля ведущих семейств в составе флоры колеблется в пределах 50—60 % и составляет таксономическое лицо флоры (Шмидт, 1980; Юрцев, 1989).

В обследованных нами озерах 10 ведущих семейств объединяют 62 % видового состава альгофлоры. В спектре представлены 4 отдела, при этом зеленые и диатомовые водоросли занимают максимальное число ранговых мест — четыре. В головной части спектра по одному ранговому месту в списке ведущих семейств занимают синезеленые и эвгленовые водоросли. По участию в формировании видового разнообразия ведущие семейства можно разбить на следующие группы: на первое место выходит сем. *Naviculaceae* (9.8 %). Второе место занимает группа семейств практически с равным вкладом: *Microcystaceae, Euglenaceae, Desmidiaceae.* Такое нетипично высокое положение колониальных мелкоклеточных синезеленых и эвгленовых наряду с семействами диатомовых и зеленых водорослей связано, вероятно, с фактором усиливающегося загрязнения. *Fragilariaceae* и *Selenastraceae* образуют следующую группу с одинаковым числом видов и соответственно принимающие одинаковое участие в формировании флоры — 6.3 %. Следующее место занимают семейства *Chlorellaceae* и *Scenedesmaceae* (по 4.4 %). Спектр замыкают

семейства *Bacillariaceae* и *Peridiniaceae*, составляющие во флоре 3.9 и 3.4 % соответственно.

Одной из особенностей флоры водорослей различных природных зон являются родовые спектры, отражающие основные типологические особенности водоемов конкретного региона. В родовые спектры входят наиболее крупные роды из разных отделов, однако информативным является также ранговое место рода, число таксонов в нем и вклад этого рода в формирование флоры (Сафонова, 1983). Анализ родового спектра флоры водорослей озер показывает следующее. Спектр 10 ведущих родов включает представителей 3 отделов, 7 ведущих семейств. В головной части спектра находятся представители родов *Navicula, Ankistrodesmus, Staurastrum*. Роды *Nitzschia, Tetraëdron* делят между собой 4—5-й ранги с равным вкладом (3.4 %), роды *Euglena, Cymbella, Cosmarium* — 6—8-й ранги. Помимо *Euglena* в спектре родов представлены еще два рода — *Phacus* и *Trachelomonas*, что свидетельствует об активном участии в формировании флоры отдела *Euglenophyta*. Спектр 10 ведущих родов включает 78 видов и внутривидовых таксонов, или 38 % альгофлоры.

Сравнение планктонных альгофлор озер

Сравнение планктонных альгофлор разнотипных озер представлено на рис. 2 и в табл. 4.

В оз. Шамсутдин зеленые водоросли лидируют по числу видов и внутривидовых таксонов. На уровне порядков первое место занимает порядок *Chlorococcales* — 73.8 %, на втором месте *Desmidiales* — 19 %, гораздо меньшее участие принимает порядок *Ulotrichales*, составивший 7.2 % видового состава отдела. Наиболее разнообразными были роды *Staurastrum, Ankistrodesmus, Scenedesmus, Cosmarium, Tetraëdron*. Среди диатомовых водорослей наблюдалось высокое видовое разнообразие родов *Navicula, Nitzschia*. В отделе *Cyanophyta* на родовом уровне наиболее разнообразно был представлен род *Anabaena* (4 вида и внутривидовых таксона). В отделе *Euglenophyta* выявлено 3 рода — *Euglena, Phacus,*

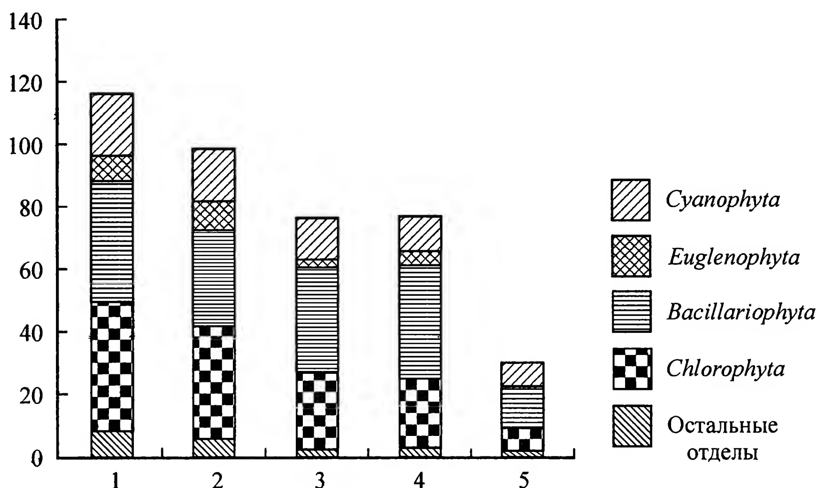


Рис. 2. Вклад основных отделов в планктонную альгофлору разнотипных озер.

По оси абсцисс — число видов, по оси ординат — объекты исследования, озера: 1 — Шамсутдин, 2 — Татыш, 3 — Кандрыкуль, 4 — Асликуль, 5 — Яктыкуль.

ТАБЛИЦА 4

Изменение систематической структуры разнотипных озер Республики Башкортостан в различные годы исследования

Группы водорослей	Число видов и внутривидовых таксонов	% от общего числа	Число видов и внутривидовых таксонов	% от общего числа
	1978—1981 гг.		2005—2006 гг.	
Оз. Кандрыкуль				
Cyanophyta	13	8	13	17
Euglenophyta	8	5	2	3
Dinophyta	10	6	1	1
Chrysophyta	3	2	1	1
Bacillariophyta	70	40	34	44
Xanthophyta	1	1	1	1
Chlorophyta	67	38	25	33
Всего	172	100	77	100
Оз. Асликуль				
	1987 г.		2005—2006 гг.	
Cyanophyta	2	4	11	14
Euglenophyta	1	2	4	5
Dinophyta	4	7	3	4
Chrysophyta	2	4	1	1
Bacillariophyta	22	39	37	47
Xanthophyta	—	—	—	—
Chlorophyta	25	44	23	29
Всего	56	100	79	100
Оз. Шамсутдин				
	1999—2000 гг.		2005—2006 гг.	
Cyanophyta	32	16	20	17
Euglenophyta	6	3	8	7
Dinophyta	6	3	2	2
Chrysophyta	1	1	3	3
Bacillariophyta	46	23	38	33
Xanthophyta	4	2	3	3
Chlorophyta	101	52	42	35
Всего	196	100	116	100

Trachelomonas. Все встреченные водоросли отдела *Chrysophyta* — *Chromulina, Chrysococcus, Dinobryon* — исключительно планктонные организмы, обитатели пелагиали. Отдел *Xanthophyta* представлен 3 родами — *Chlorokardion, Bumilleriopsis, Centritractus,* в каждом из которых выявлено по 1 виду.

В отделе *Dinophyta* отмечены повсеместно распространенные виды *Ceratium hirundinella, Peridinium cinctum,* способные при массовом развитии вызвать «цветение» воды.

С 1999 г. (табл. 4) произошли увеличение доли *Bacillariophyta* в формировании видового разнообразия водорослей и уменьшение *Chlorophyta:* в 1999 г. зеленые водоросли составляли 52 %, к 2000 г. — 35 %.

В фитопланктоне оз. Татыш по числу таксономических единиц преобладают диатомовые и зеленые водоросли: 67 видов (68 % от числа обнаруженных видов), остальные отделы представлены значительно меньшим числом видов. В формировании видового разнообразия активное участие принимали следующие порядки: *Chlorococcales* (31 таксон), *Chroococcales* (10 таксонов), *Naviculales* (10 таксонов), составившие половину всей альгофлоры. Отдел *Chlorophyta* представлен 36 видами и внутривидовыми таксонами, наиболее значимые роды — *Ankistrodesmus, Scenedesmus* (по 4 вида), *Cosmarium* (3 вида). В отделе *Bacillariophyta* насчитывался 31 вид и внутривидовой таксон. Отдел включает 3 класса, наиболее многочисленный из которых — *Bacillariophyceae* (21 вид и внутривидовой таксон). На уровне родов преобладали *Navicula, Gomphonema, Cymbella.* Синезеленые водоросли насчитывали 17 видов и внутривидовых таксонов. К ведущим семействам относятся *Microcystaceae, Phormidiaceae,* в совокупности включающие 13 видовых и внутривидовых таксонов из 10 родов. Отдел *Euglenophyta* представлен 9 видами и внутривидовыми таксонами. Увеличение видового разнообразия эвгленовых водорослей наряду с синезелеными и зелеными водорослями свидетельствует о повышенной эвтрофикации этого озера.

Для других обследованных озер характерна подобная структура фитопланктона (рис. 2): по видовому разнообразию преобладают диатомовые водоросли, на втором месте — отдел *Chlorophyta,* за ними — синезеленые водоросли, участие остальных отделов незначительно и меняется в зависимости от водоема.

В оз. Кандрыкуль по количеству видов доминировали диатомовые водоросли (45 % от общего числа). Среди родов по числу видов выделяется род *Navicula* (8 таксонов), *Nitzschia* (4 таксона), *Synedra* (3 таксона). В отделе *Chlorophyta* наибольшее разнообразие принадлежало хлорококковым водорослям: 17 видов (76 % от флоры зеленых водорослей). В озере единично встретилась *Spirogyra,* широко распространенная в хорошо прогреваемых, предпочтительно чистых водоемах. По сравнению с предыдущими исследованиями (табл. 4) в Кандрыкуле произошло общее уменьшение числа выявленных видов на фоне уменьшения видового разнообразия диатомовых и зеленых водорослей.

В оз. Асликуль доминировали диатомовые водоросли (46.9 %), за ними следовали зеленые и синезеленые водоросли (вместе 43 %). Участие во флоре остальных отделов составило 10.1 %. Среди родов преобладали *Navicula, Cymbella, Fragilaria,*

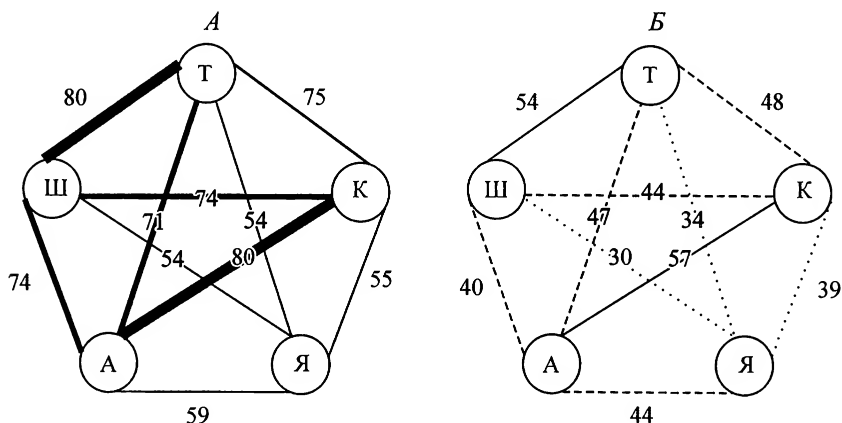


Рис. 3. Графы, отражающие степень сходства альгофлор по родам (*А*) и видам (*Б*).
Цифры у линий — коэффициенты Сёренсена—Чекановского, %.

Ankistrodesmus. По сравнению с 1987 г. (табл. 4) произошло увеличение видового разнообразия *Cyanophyta* и *Bacillariophyta*.

В оз. Яктыкуль (тектоническом водоеме) качественные показатели характеризовались низкими значениями: обнаружено 32 вида водорослей из 6 отделов. По числу видов лидировали диатомовые водоросли (13 таксонов), далее, принимая равное участие в формировании альгофлоры, встречались отделы *Chlorophyta* и *Cyanophyta* — по 8 видовых и внутривидовых таксонов. Эвгленовые водоросли обнаружены не были.

Поскольку озера очень различаются между собой по типологии, условиям режима и другим аспектам, мы попытались получить представление о степени флористического сходства разнотипных озер в пределах лесостепной и степной зон с использованием коэффициента Сёренсена—Чекановского (K_{SC}) (Шмидт, 1980).

Анализ полученных значений коэффициента показал сходство исследуемых флор по родам (80—54 %) (рис. 3). Если за меру сходства брать абсолютные значения коэффициента, то максимальное сходство по родам показывают пары озер Татыш—Шамсутдин и Асликуль—Кандрыкуль (по 0.80). Наименьшее сходство по родам в парах со всеми озерами обнаруживает тектоническое озеро Яктыкуль, значение составило 0.54—0.59.

Значения коэффициента по видам выявили как сходство, так и различие исследуемых флор (рис. 3).

Сходство пойменных озер Татыш—Шамсутдин может быть отнесено за счет наличия непосредственной связи их с рекой (пойменное происхождение озер, соединение их с рекой во время половодья). Сходство флор пары Асликуль—Кандрыкуль обусловлено, по-видимому, их близким расположением в пределах аналогичных геологических и природно-климатических условий, а также идентичным происхождением и морфометрией.

Планктонная альгофлора оз. Яктыкуль обнаруживает максимальные различия в парах со всеми озерами (0.30—0.44), что показывает ее специфичность. При этом наибольшие отличия выявлены в паре Шамсутдин—Яктыкуль.

Заключение

В разнотипных озерах Республики Башкортостан сформировался четвертый тип эвтрофного диатомового планктона (Hutchinson, 1967) с доминированием (хотя бы единожды) диатомовых водорослей. Видовое разнообразие планктонной альгофлоры уменьшалось в ряду пойменные, карстовые, тектонические озера (Шамсутдин, Татыш — Кандрыкуль, Асликуль — Яктыкуль). По степени видового разнообразия преобладали *Bacillariophyta* и *Chlorophyta*. *Cyanophyta* имели наибольшее видовое разнообразие лишь в пойменных озерах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильева-Кралина И. И. Альгология. Ч. I. Якутск, 1999. 101 с.

Ветрова З. И. Эвгленовые водоросли, Динофитовые водоросли, Криптофитовые водоросли, Рафидофитовые водоросли, золотистые водоросли / Водоросли. Справочник. Киев, 1989. С. 261—303.

Водоросли. Справочник / С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масюк и др. Киев, 1989. 608 с.

Гареев А. М. Реки и озера Башкортостана. Уфа, 2001. 260 с.

Матвієнко О. М., Догадіна Т. В. Жовтозелені водорості — *Xanthophyta* // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Вип. 10. Киев, 1978. 512 с.

Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. Уфа, 2006. 414 с.

Ролл Я. В. Матеріалі до вивчення біологічних особливостей озера Кандры-Куль // Вісник Київського ботанічного саду. 1947. Вип. 8. С. 4—32.

Сафонова Т. А. Родовой спектр водорослей — показатель особенностей альгофлоры // Матер. VI Закавказ. конф. по спор. раст. Тбилиси, 1983. С. 35—36.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 243 с.

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1979. 167 с.

Шкундина Ф. Б. Сезонные изменения фитопланктона озера Кандры-Куль // Биол. науки. 1983. № 2. С. 60—64.

Шкундина Ф. Б. Альгофлора некоторых озер Башкирии // Гидробиологические исследования на Урале. Свердловск, 1989. С. 70—83.

Шкундина Ф. Б., Денисова Н. В. Фитопланктон как показатель антропогенного эвтрофирования пойменных озер р. Белой // Вестн. Башкирского ун-та. 2002. № 1. С. 63—65.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1989. 235 с.

Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев, 1990. 208 с.

Anagnostydis K., Komárek J. Modern approach to classification system of cyanophytes. 2 — *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. 1986. Suppl. 73(2) (Algological Studies, 43). P. 157—226.

Anagnostydis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. 80. P. 327—472.

Hutchinson G. E. A treatise on limnology. Introduction to lake biology and limnoplankton. New York: London, 1967. 1115 pp.

Komárek J., Anagnostydis K. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 4. *Nostocales* // Arch. Hydrobiol. 1989. Suppl. 82(3) (Algological Studies, 56). P. 247—345.

Round F. E., Crauford R. M., Mann D. G. The Diatoms. Morphology and biology of genera. Cambridge, 1990. 747 p.

SUMMARY

The plankton algae found in polytypic lakes of Bashkortostan (floodplain, karst and tectonic) have been studied. 205 specific and infraspecific algal taxa belonging to 81 genera, 39 families, 23 orders, 11 classes and 7 divisoins were revealed. The polytypic lakes of Bashkortostan were found to have been the fourth kind of eutrophic diatomic plankton (Hutchinson, 1967) with diatoms as the dominating species (at least in one period, according to Hutchinson). The species diversity was found to decreased in following order: floodplain, karst and tectonic lakes (Shamsutdin, Tatysh — Kandrykul', Aslykul' — Yaktykul'). These lakes were dominated by diatoms and green algae whereas *Cyanophyta* had maximal genus diversity in floodplain lakes.

УДК 581.9.34(571.511.8) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© В. Э. Федосов,[1] О. М. Афонина[2]

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ МХОВ УРОЧИЩА «АРЫ-МАС» (ВОСТОЧНЫЙ ТАЙМЫР)

V. E. FEDOSOV, O. M. AFONINA. ADDITIONS TO THE MOSS FLORA OF «ARY-MAS» TRACT (EASTERN TAYMYR)

[1] Московский государственный университет, биологический факультет
119991 Москва, Воробьевы горы
E-mail: fedosov@mail.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: stereodon@yandex.ru
Поступила 19.03.2009

Урочище «Ары-Мас» — самый северный в мире массив лесной растительности, находится в юго-восточной части Таймырского п-ова в среднем течении р. Новой (левый приток р. Хатанги). В ходе бриофлористических исследований, проведенных в окрестностях урочища в 2007 г., и частичной ревизии коллекции мхов, собранной геоботаниками в 1969—1971 гг., выявлены 71 вид и 2 разновидности, ранее неизвестные для этой территории. Из них 4 вида (*Oligotrichum falcatum, Sphagnum inundatum, S. steerei, Tortula cernua*) и 2 типовые разновидности (*Hennediella heimii* var. *heimii, Fontinalis antipyretica* var. *antipyretica*) являются новыми для Таймыра, рассмотрено распространение этих видов. Выявлено ошибочное указание 8 видов. На данный момент для окрестностей Ары-Маса известно 203 вида и 2 разновидности мхов. Приводятся аннотированный список дополнительно выявленных для урочища видов мхов, краткий анализ флоры и сравнение ее с некоторыми локальными флорами Таймыра.

Ключевые слова: мхи, флора, редкие виды, распространение, Россия, Таймыр, лесной остров «Ары-Мас».

Урочище «Ары-Мас» находится в юго-восточной части п-ова Таймыр в среднем течении р. Новой — левого притока р. Хатанги (72°27′ с. ш., 101°45′ в. д.) и входит в состав Таймырского биосферного заповедника. Здесь расположен самый северный в мире массив лесной растительности, который с середины XX в. привлекал внимание ботаников как уникальный ландшафтный и ключевой объект для изучения лесной растительности на северном пределе распростанения и мониторинга динамики лесорастительных условий. К настоящему времени для этой территории детально изучены климатические характеристики, ландшафтная структура, флора сосудистых растений, проведены лесоустроительные мероприятия. Однако сведения о флоре мхов, основанные преимущественно на определении коллекций, собранных геоботаниками, оставались неполными, хотя в условиях Арктики именно мхи являются важнейшим компонентом растительного покрова.

Первые сведения о мхах урочища «Ары-Мас» содержатся в работе Б. Н. Норина, И. В. Игнатенко, А. В. Кнорре и Н. В. Ловелиуса (1971), в которой приводится предварительный список мхов, включающий 44 таксона. Эти данные были получены по результатам обработки коллекции мхов, собранной в ходе геоботанических исследований в урочище с целью организации здесь заповедника. Позднее в коллективной монографии «Ары-Мас. Природные условия и растительность самого северного в мире лесного массива» приводится аннотированный список мхов, содержащий 140 видов (Афонина, 1978). Список был составлен по результатам определения коллекции мхов, собранной участниками Полярной экспедиции БИН РАН в 1969—1972 и в 1974 гг., сборы проводились главным образом по геоботаническим описаниям.

Специальные бриофлористические исследования в урочище «Ары-Мас» и его окрестностях были проведены В. Э. Федосовым в августе—сентябре 2007 г. Кроме собственно урочища, представленного лесным массивом, сборами были охвачены близлежащие территории, занятые преимущественно разнообразными тундрами и болотами. Результаты обработки собранной коллекции послужили основой для написания данной статьи. С целью уточнения ранее опубликованных данных и учитывая, что с момента их публикации произошли значительные изменения в понимании объема отдельных родов (*Racomitrium, Hypnum, Dicranum*) и был описан целый ряд новых видов; в том числе из арктических районов; нами была предпринята частичная ревизия гербарных материалов из коллекции, собранной геоботаниками и хранящейся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). В ходе ревизии материала по роду *Racomitrium* s. l. было установлено, что указания *Racomitrium canescens* (Hedw.) Brid. для Ары-Маса (Афонина, 1978) следует отнести к *Niphotrichum panschii* (Müll. Hal.) Bednarek-Ochyra et Ochyra. Материал по роду *Dicranum* с трубчато свернутыми верхушками листьев был пересмотрен Е. А. Игнатовой (2005) и Т. Н. Отнюковой, в результате чего из списка флоры исключены *Dicranum angustun* Lindb. (все образцы отнесены к *D. laevidens* R. S. Williams и *D. muehlenbeckii* Bruch et al.). Образцы, определенные ранее как *D. congestum* Brid., который теперь переведен в синонимы *D. flexicaule* Brid., были в основном переопределены как *D. acutifolium* (Lindb. et Arnell) C. E. O. Jensen, однако произрастание в урочище *D. flexicaule* подтверждено сборами 2007 г. Исключены из списка *Mnium stellare* Hedw. и *Plagiomnium medium* (Bruch et al.) T. J. Kop. (*Mnium medium* Bruch et al.), они переопределены соответственно как *M. blyttii* Bruch et al. и *P. curvatulum* (Lindb.) Schljakov. Определенные сомнения вызвало указание *Mnium marginatum* (Dicks.) P. Beauv. (Афонина, 1978), но, к сожалению, повторное изучение образца не принесло ожидаемых результатов — не удалось уточнить, является ли этот мох однодомным или двудомным, а отсутствие репродуктивных органов заставляет предполагать, что, скорее всего, он двудомный, а это соответствует широко распространенному на Таймыре *M. lycopodioides* Schwägr. В то же время в материале с Ары-Маса у растений отмечаются довольно яркая окраска листьев и стебля, притупленные зубцы по краю листа, что характерно для *M. marginatum*. Исключен из списка *Bryum teres* Lindb., так как монограф рода В. И. Золотов не подтвердил его определения. В результате ревизии гербарных образцов по роду *Hypnum* секции *Hamulosa* (Афонина, 2004а) из списка исключен *Hypnum plicatulum* (Lindb.) A. Jaeger. Материал, отнесенный к этому виду, переопределен как *Stereodon holmenii* (Ando) Ignatov et Ignatova.

Ниже приводится аннотированный список видов мхов, ранее неизвестных для урочища «Ары-Мас». Виды расположены в алфавитном порядке, номенклатура дается согласно Списку мхов Восточной Европы и Северной Азии (Ignatov et al., 2006). Для каждого вида указывается встречаемость по 5-балльной шкале: Com. — виды, встречающиеся массово, отмеченные более 15 раз и активно участвующие в формировании мохового покрова; Fr. — встречающиеся 10—15 раз; Sp. — не более 10 раз; Rar. — редкие, встреченные 2—5 раз; Un. — единичные, собранные 1 раз; приводится также эколого-субстратная характеристика, отмечается наличие спорофита (S+); в некоторых случаях перечисляются сопутствующие виды. Указанные номера образцов относятся к сборам В. Э. Федосова. Звездочкой отмечены виды, приводимые в Списке мхов Российской Арктики для Таймыра по литературным данным (Afonina, Chernyadjeva, 1995), находки которых до последнего времени не были подтверждены соответствующими образцами и факт произрастания их на полуострове нуждался в уточнении. Двумя звездочками отмечены виды, новые для Таймыра. Образцы, собранные В. Э. Федосовым, хранятся в бриологическом

гербарии Московского государственного университета (MW), а коллекция, собранная геоботаниками в 1969—1971 и 1974 гг., — в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Andreaea rupestris Hedw. — Rar. Дважды встречен на валунах у основания эродированных склонов моренных бугров по берегам озер. S+. № 07A-1-14.

Aongstroemia longipes (Sommerf.) Bruch et al. — Un. На обнаженном глинистом субстрате береговых яров р. Новой напротив стационара, вместе с *Dicranella varia*. № 07A-1-19.

Barbula convoluta Hedw. — Un. На обнаженном глинистом субстрате на эродированном склоне правого берега р. Новой, вместе с *Aloina brevirostris, Dicranella varia, Didymodon rigidulus, Encalypta procera, Funaria hygrometrica* и другими видами. № 07A-1-54.

B. unguiculata Hedw. — Rar. На обнаженном глинистом субстрате на эродированном склоне правого берега р. Новой, вместе с *Encalypta rhaptocarpa*, *Hennediella heimii* var. *arctica, Didymodon rigidulus, Bryum* spp., *Leptobryum pyriforme* и другими пионерными мхами. Занимает сравнительно более сухие микроместообитания, чем предыдущий вид. № 07A-1-40, 07A-1-78.

Bartramia pomiformis Hedw. — Rar. На валике полигонального болота, на левом берегу р. Новой, в 4 км ниже стационара; там же в ивняке на дне русла ручья. S+. № 07A-1-20, 07A-1-68.

Brachytheciastrum trachypodium (Brid.) Ignatov et Huttunen — Rar. На задернованной бровке обрыва ручья в дриадовой тундре, вместе с *Bartramia ithyphylla, Isopterygiopsis pulchella, Pohlia cruda;* на склоне байджараха, вместе с *Brachythecium mildeanum, Isopterygiopsis pulchella, Plagiothecium laetum, Pohlia nutans.* № 07A-1-110, 07-1-122.

Brachythecium cirrosum (Schwägr.) Schimp. — Sp. На эродированных моренных склонах и байджарахах, на окраинах болот в долине р. Богатырь-Юрях, по заболоченным днищам каньонов ручьев, вместе с *Brachythecium mildeanum, B. udum, Bryum pseudotriquetrum, Campylium stellatum, Oncophorus virens, Pseudocalliergon turgescens.* № 07A-1-73, 07A-1-96.

B. turgidum (Hartm.) Kindb. — Rar. На склонах и днищах каньонов ручьев, прорезающих моренные холмы правого берега р. Новой в многоснежных местах, вместе с *Bryum pseudotriquetrum, Dicranella crispa, Pogonatum urnigerum, Psilopilum* spp., *Sanionia uncinata* и др. № 07-1-89.

B. udum I. Hagen — Rar. На сырой окраине болота в долине р. Богатырь-Юрях, в ложбине стока, в обоих случаях вместе с *Bryum pseudotriquetrum, Campylium stellatum, Oncophorus virens, Pseudocalliergon turgescens.* № 91, 07A-1-96.

Breidleria pratensis (W. D. J. Koch ex Spruce) Loeske — Un. На заиленном берегу р. Богатырь-Юрях в ольховнике, вместе с *Bryobrittonia longipes, Funaria hygrometrica, Tortula mucronifolia* и другими пионерными мхами. № 07A-1-140.

Bryobrittonia longipes (Mitt.) D. G. Horton — Rar. На обнаженном глинистом субстрате береговых яров р. Новой и заиленном берегу р. Богатырь-Юрях, в низкой пойме. Обычно произрастает вместе с *Tortula mucronifolia, Funaria hygrometrica, Leptobryum pyriforme, Dicranella varia* и т.д. № 07A-1-25, 07A-1-66.

Bryoerythrophyllum ferruginascens (Stirt.) Giacom. — Un. На глинистом субстрате в пятнисто-бугорковой тундре, отдельными растениями среди *Didymodon rigidulus, Distichium capillaceum, Trichostomum crispulum.* № 07A-1-42.

Bryum amblyodon Müll. Hal. — Sp. На достаточно увлажненных обнаженных глинистых субстратах на береговых ярах р. Новой, в пятнисто-бугорковых тунд-

рах, вместе с *Ceratodon purpureus, Didymodon rigidulus* и другими пионерными видами. S+. № 07A-1-77, 07A-1-79.

Bryum arcticum (R. Br.) Bruch et al. — Sp. На обнаженном глинистом и песчанистом грунте в пятнисто-бугорковых тундрах, по береговым ярам, в местах с нарушенной моховой дерниной. S+. № 07A-1-59, 07A-1-75a.

B. argenteum Hedw. — Rar. На эродированном склоне правого берега р. Новой, на сухом глинистом субстрате, вместе с *Bryum creberrimum, Encalypta rhaptocarpa, Stegonia latifolia* и другими видами. № 07A-1-29a, 07A-1-86.

B. axel-blyttii Kaurin ex H. Philib. — Sp. По заиленным берегам и бровкам галечников р. Новой, преимущественно в зоне паводкового затопления, вместе с *Barbula unguiculata, Dichodontium pellucidum, Dicranella varia, Pohlia wahlenbergii.* S+. № 07A-1-82.

B. creberrimum Taylor — Rar. На обнаженном глинистом субстрате береговых яров р. Новой преимущественно в верхней части склона вместе с *Ceratodon purpureus, Encalypta rhaptocarpa, Stegonia latifolia* и на достаточно сухом песчанистом аллювии р. Новой. S+. № 07A-1-86, 07A-1-88.

B. cyclophyllum (Schwägr.) Bruch. et al. — Rar. В нивальных лощинах ручьев в окрестностях триангуляционного пункта 130.6 м, вместе с *Bryum pseudotriquetrum, Campylium stellatum, Limprichtia* spp., *Loeskypnum badium, Sanionia uncinata* и другими болотными мхами. № 07A-1-95.

B. intermedium (Brid.) Blandow — Un. На обнаженном глинистом субстрате на береговом яру р. Новой, вместе с *Bryum salinum, Dicranella varia, Didymodon rigidulus, Hennediella heimii* var. *arctica.* S+. № 07A-1-80a.

B. pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb. — Fr. В болотах долины р. Богатырь-Юрях, на склонах байджарахов и эрозионных воронок, в закустаренных лощинах, на антропогенно нарушенных участках, реже в пятнисто-бугорковых тундрах, на наилке по бровкам зон затопления, наиболее часто с *Brachythecium mildeanum, Campylium stellatum, Cinclidium latifolium, Timmia comata.* № 07A-1-16, 07A-1-24.

B. salinum I. Hagen ex Limpr. — Un. На обнаженном глинистом субстрате на береговом яру р. Новой. S+. № 07A-1-80.

Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb. — Rar. На болотах в долинах рек Новой и Богатырь-Юрях, вместе с *Bryum pseudotriquetrum, Calliergon giganteum, Campylium stellatum, Cinclidium latifolium, Limprichtia* spp., *Oncophorus virens.* № 07A-1-16, 07A-1-98.

Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr — Sp. На залесенных или закустаренных окраинах болот, в сырых западинах, лощинах, по берегам ручьев, вместе с *Brachythecium mildeanum, Bryum pseudotriquetrum, Campylium stellatum, Plagiomnium curvatulum, Rhizomnium andrewsianum, Tomentypnum nitens.* № 07A-1-16, 07A-1-28.

Cnestrum alpestre (Wahlenb. ex Huebener) Nyholm ex Mogensen — Un. На краю пятна в пятнисто-бугорковой тундре на верхней границе леса у вершины песчаной гряды, вместе с *Conostomum tetragonum, Distichium capillaceum, Polytrichum juniperinum, P. piliferum.* S+. № 07A-1-30.

Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb. — Sp. В тундрах на песчаных грядах, вместе с *Oligotrichum hercynicum, Pogonatum dentatum, Polytrichum* spp., *Racomitrium* spp. S+. № 07A-1-21, 07A-1-65.

Cratoneuron curvicaule (Jur.) G. Roth (*Callialaria curvicaule* (Jur.) Ochyra) — Rar. На камнях и ветках в воде и по берегам р. Богатырь-Юрях, вместе с *Calliergonella lindbergii, Fontinalis antipyretica, Hygrohypnum luridum.* № 07A-1-32, 07A-1-60.

Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp. — Rar. Илистые наносы по правому берегу р. Новой, вместе с *Bryum* spp., *Dicranella varia, Pohlia wahlenbergii.* № 07A-1-93.

Dicranella grevilleana (Brid.) Schimp. — Un. Куртинная кустарничковая тундра с *Diapensia obovata* на песчаной террасе левого берега р. Новой, в 5 км ниже стационара, на песке несколько растений в дерновинке с *Ditrichum cylindricum.* S+. № 07A-1-64.

D. schreberiana (Hedw.) Hilp. ex H. A. Crum et L. E. Anderson — Un. На обнаженном глинистом субстрате береговых яров р. Новой напротив стационара, вместе с *Bryobrittonia longipes, Dicranella varia, Didymodon rigidulus, Pohlia cruda.* № 07A-1-67.

D. subulata (Hedw.) Schimp. — Un. Щебнистая тундра в окрестностях триангуляционного пункта 130.6 м, на обнаженном глинистом субстрате, вместе с *Ceratodon purpureus, Distichium capillaceum, Pohlia andrewsii.* S+. № 07A-1-36.

Dicranum flexicaule Brid. — Un. На сырой заболоченной окраине лесного массива на приствольном повышении, вместе с *Ditrichum flexicaule, Rhytidium rugosum, Tomentypnum nitens* и другими лесными мхами. № 07A-1-87.

D. laevidens R. S. Williams — Fr. В лиственничных редколесьях, ерниковых тундрах, по берегам озер. К этому виду отнесены многие образцы, ранее определенные как *Dicranum angustum* (Афонина, 1978; Игнатова, 2005).

Didymodon fallax (Hedw.) R. H. Zander — Un. На сыром глинистом склоне у основания берегового яра р. Новой напротив стационара, вместе с *Barbula unguiculata, Dicranella varia, Funaria hygrometrica.* № 07A-1-133.

**D. ferrugineus* (Schimp. ex Besch.) M. O. Hill — Un. На задернованном краю пятна в пятнисто-бугорковой тундре, вместе с *Dicranum elongatum, Distichium* spp., *Pohlia andrewsii.* № 07A-1-119.

D. rigidulus Hedw. — Rar. На эродированном склоне правого берега р. Новой, на обнаженном глинистом субстрате, вместе с *Aloina brevirostris, Dicranella varia, Encalypta procera, Funaria hygrometrica* и другими видами. № 07A-1-41, 07A-1-69.

Ditrichum cylindricum (Hedw.) Grout — Rar. На песчаной террасе р. Новой в 5 км ниже стационара, на обнаженном песке, вместе с *Ceratodon purpureus, Pogonatum urnigerum, Dicranella grevilleana.* S+. № 07A-1-63.

Encalypta alpina Sm. — Un. На эродированном склоне моренного бугра, на берегу озера у триангуляционного пункта 130.6 м, вместе с *Bryoerythrophyllum recurvirostrum, Pohlia beringiensis, Psilopilum cavifolium.* S+. № 07A-1-131.

E. procera Bruch — Fr. На обнаженном глинистом субстрате береговых обрывов р. Новой, в пятнисто-бугорковых тундрах, на склонах байджарахов и каньонов ручьев, прорезающих моренные толщи. S+. № 07A-1-61.

E. rhaptocarpa Schwägr. — Rar. На эродированном склоне правого берега р. Новой, на сухом глинистом субстрате, вместе с *Bryum argenteum, Didymodon rigidulus, Stegonia latifolia, Tortula mucronifolia* и другими видами. S+. № 07A-1-58.

***Fontinalis antipyretica*[1] Hedw. var. *antipyretica* — Rar. На камнях и валеже в воде р. Богатырь-Юрях в нижнем течении (в пределах лесного участка). № 07A-1-31.

***Hennediella heimii* (Hedw.) R. H. Zander var. *heimii* — Un. Береговые яры р. Новой, группа растений на относительно сухом субстрате в дерновинке с *H. heimii* var. *arctica.* № 07A-1-48.

---

[1] Ранее для Таймыра приводился только *Fontinalis antipyretica* var. *gracilis* (Lindb.) Schimp. (Fedosov, Ignatova, 2005).

Hygrohypnella polare (Lindb.) Ignatov et Ignatova — Un. На камне в воде в верховьях р. Богатырь-Юрях. № 07А-1-76.

Hygrohypnum luridum (Hedw.) Jenn. — Rar. На камнях в воде р. Богатырь-Юрях преимущественно выше лесного участка, вместе с *Cratoneuron curvicaule* и *Schistidium platyphyllum.* № 07А-1-124.

**Myrinia pulvinata* (Wahlendb.) Schimp. — Fr. Очень обилен в основаниях стволов ольхи и ивы, на пнях и валеже в долине р. Богатырь-Юрях, а также в закустаренных лощинах. № 07А-1-35, 07А-1-38, 07А-1-52.

Niphotrichum panschii (Müll. Hal.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — Sp. Пятнистая осоково-дриадовая тундра, 8 VIII 1972, собр. Б. Н. Норин. На вершинах песчаных и щебнисто-песчаных гряд, в 3 км к югу от урочища и в окрестностях триангуляционного пункта 130.6 м, в разреженных мохово-лишайниковых сообществах среди развеваемых песков, вместе с *Bryum* spp., *Ceratodon purpureus, Pogonatum dentatum, Polytrichum* spp.; в куртинной тундре на песчаной террасе р. Новой, вместе с *Conostomum tetragonum, Oligotrichum falcatum, Racomitrium lanuginosum* и др. № 07А-1-37, 07А-1-81.

***Oligotrichum falcatum* Steere — Rar. Весьма обильно на песчаной террасе левого берега р. Новой, в 4 км ниже стационара, в тундре, с участием *Diapensia obovata* и мхов *Ceratodon purpureus, Conostomum tetragonum, Niphotrichum panschii, Pogonatum urnigerum, Racomitrium lanuginosum.* № 07А-1-81.

Plagiothecium berggrenianum Frisvoll — Rar. На основаниях стволов мертвых деревьев в сырых западинах. № 07А-1-17. Вид был обнаружен также в двух образцах из коллекции Б. Н. Норина при ревизии материала по роду *Dicranum:* лиственничное редколесье багульниково-сфагновое, среди *Dicranum majus,* 7 VIII 1972; ерниковая осоково-моховая тундра, среди *Dicranum acutifolium,* 12 VIII 1972.

P. denticulatum (Hedw.) Bruch et al. — Rar. На сыром гумусированном склоне канавы в кустарничковом лиственичнике, вместе с *Isopterygiopsis pulchella;* на валеже в долине р. Богатырь-Юрях, вместе с *Eurhynchium pulchellum, Myrinia pulvinata.* № 07А-1-94, 07А-1-26.

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. — Rar. В куртинных тундрах на песчаных и щебнисто-песчаных грядах в окрестностях триангуляционного пункта 130.6 м, вместе с *Bryum* spp., *Ceratodon purpureus* и *Niphotrichum panschii.* № 07А-1-90, 07А-1-94.

Pohlia andrewsii A. J. Shaw — Sp. На разнообразных глинистых субстратах: пятнах в пятнисто-бугорковых тундрах, береговых ярах р. Новой и на эродированных склонах каньонов ручьев, врезанных в моренные холмы, на склонах байджарахов, вместе с *Bryum* spp., *Bryoerythrophyllum* spp., *Dicranella* spp., *Distichium capillaceum, Psilopilum laevigatum* и другими пионерными мхами; один раз встречен на песчанистом субстрате террасы р. Новой, вместе с *Psilopilum laevigatum.* Всегда с обильными выводковыми почками. № 07А-1-45, 07А-1-70.

P. beringiensis A. J. Shaw — Rar. На обнажениях моренного материала в нивальных местообитаниях, вместе с *Pogonatum urnigerum*, *Psilopilum* spp., *Sanionia uncinata* и др. С выводковыми почками. № 07А-1-100.

P. wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr) A. L. Andrews — Rar. На илистых наносах по берегам рек Новой и Богатырь-Юрях, вместе с *Bryum* spp., *Dicranella varia.* № 07А-1-74.

Psilopilum cavifolium (Wilson) I. Hagen — Rar. На обнаженном глинистом субстрате моренных отложений в местах накопления снега, вместе с *Dicranella crispa, Pohlia* spp., *Pogonatum urnigerum, Polytrichastrum alpinum, Psilopilum laevigatum.* № 07А-1-117.

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. — Un. На песчаной террасе левого берега р. Новой, в 5 км ниже стационара, на сыром песке в рыхлой дерновинке с примесью *Catoscopium nigritum*. № 07А-1-23.

Schistidium agassizii Sull. et Lesq. — Rar. На крупных валунах в воде р. Богатырь-Юрях, в среднем течении (выше лесного массива), вместе с *Hygrohypnum luridum*. S+. № 07А-1-15.

S. platyphyllum (Mitt.) Perss. — Sp. На камнях в воде рек Богатырь-Юрях и Новой. S+. № 07А-1-46, 07А-1-47.

Sphagnum auriculatum Schimp. — Un. На кочке в кочкарном тундровом пушицево-осоковом болоте у края озерка на низком левом берегу р. Новой у стационара, вместе с *Aulacomnium palustre, Bryum pseudotriquetrum, Calliergon giganteum, Oncophorus virens*. № 07А-1-4.

***S. inundatum* Russow — Rar. В осоково-пушицевых болотах, по берегам болотных и тундровых озерков на низменном левом берегу р. Новой, в окрестностях стационара, обычно вместе с *Aulacomnium palustre, Campylium stellatum, Cinclidium latifolium, Sphagnum contortum, S. teres, Tomentypnum nitens* и т.д. № 07А-1-1, 07А-1-7, 07А-1-13.

***S. steerei* R. E. Andrus — Rar. На валиках и полигонах полигонального болота на песчаной террасе левого берега р. Новой, в 4 км ниже стационара, вместе с *Aulacomnium* spp., *Polytrichastrum alpinum, Bartramia pomiformis* и др. № 07А-1-5, 07А-1-6.

Splachnum sphaericum Hedw. — Un. На помете оленя в сырой осоково-пушицево-моховой тундре в долине р. Богатырь-Юрях. S+. № 103.

Stegonia latifolia (Schwägr.) Venturi ex Broth. — На эродированном склоне правого берега р. Новой напротив стационара, на относительно сухом глинистом субстрате, вместе с *Bryum argenteum, Didymodon rigidulus, Encalypta rhaptocarpa, Tortula mucronifolia*. S+. № 07А-1-29,07А-1-39.

Stereodon holmenii (Ando) Ignatov et Ignatova — В лиственничных редколесьях багульниково-осоково-моховом, ивово-ерниково-осоково-моховом и березово-ивовом осоково-кустарничково-моховом, 22 VII 1972, 25 VII 1972 и 8 VIII 1972, собр. Б. Н. Норин.

S. procerrimus (Molendo) Bauer — Rar. На валиках по краям пятен, в пятнисто-бугорковой тундре, на левом берегу р. Новой, вместе с *Abietinella abietina, Hylocomium splendens* var. *obtusifolium, Rhytidium rugosum, Stereodon bambergeri* и др. № 07А-1-33.

S. revolutus Mitt. — Rar. В дриадово-кассиопеевых куртинных тундрах на склонах щебнисто-песчаных гряд, в окрестностях триангуляционного пункта 130.6 м, вместе с *Abietinella abietina, Ditrichum flexicaule, Syntrichia ruralis*. № 07А-1-127.

S. vaucheri (Lesq.) Lindb. ex Broth. — Rar. В криофитных остепненных группировках на щебнисто-песчаных грядах, в окрестностях триангуляционного пункта 130.6 м, вместе с *Abietinella abietina, Rhytidium rugosum, Syntrichia ruralis*. № 07А-1-151.

Syntrichia norvegica F. Weber — Un. Щебнистая тундра на каменистой гряде у триангуляционного пункта 130.6 м, вместе с *Bryoerythrophyllum recurvirostrum, Niphotrichum panschii, Stereodon revolutus*. S+. № 07А-1-22.

Tetraplodon urceolatus (Hedw.) Bruch et al. — Rar. На органических остатках в кустарничковых лиственичниках и пятнисто-бугорковых тундрах. S+. № 07А-1-90.

Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger — Un. В ольховнике на берегу р. Богатырь-Юрях, вместе с *Brachythecium mildeanum, Eurhynchiastrum pulchellum, Plagiomnium curvatulum* и др. № 07А-1-106.

Timmia sibirica Lindb. et Arnell — Un. На сыром глинистом субстрате береговых яров р. Новой в промоине ручья, вместе с *Aloina brevirostris, Dicranella varia, Didymodon asperifolius, Leptobryum pyriforme.* № 07A-1-49.

Tortella arctica (Arnell) Grudw. et Nuholm — Un. В пятнисто-бугорковой тундре с *Betula nana*[2] у края лесного массива на дерновом валике вокруг пятна, вместе с *Ditrichum flexicaule, Hylocomium splendens* var. *obtusifolium.* № 07A-1-112.

***Tortula cernua* (Huebener) Lindb. — Un. На глинистом пятне в пятнисто-бугорковой тундре у триангуляционного пункта 130.6 м , в компактной дерновинке, вместе с *Bryum wrightii, Distichium inclinatum.* S+. № 07A-1-53.

Warnstorfia pseudostraminea (Müll. Hal.) Tuom. et T. J. Kop. — Un. На кочке в ивово-осоково-пушицевом болоте в долине р. Новой у впадения р. Богатырь-Юрях, вместе с *Bryum pseudotriquetrum, Drepanocladus aduncus, Limprichtia cossonii, Sphagnum subsecundum.* № 07A-1-101.

W. tundrae (Arnell) Loeske — Rar. В глубоких обводненных канавах полигонального болота, на левом берегу р. Новой в окрестностях стационара, вместе с *Scorpidium scorpioides*; там же, в воде по берегу озерка. № 07A-1-108, 07A-1-150.

В приведенном списке 34 вида (51 %) — это в основном мхи, заселяющие специфические местообитания, которые часто пропускаются при сборах геоботаниками. К числу специфических местообитаний относятся берега и русла ручьев, для которых характерны такие виды, как *Fontinalis antipyretica, Cratoneuron curvicaule, Schistidium* spp., *Hygrohypnum luridum, Hygrohypnella polare*; нивальные каменистые участки, где обычно растут *Andreaea rupestris, Encalypta alpina, Pogonatum dentatum, Pohlia beringiensis, Stereodon revolutus, Syntrichia norvegica*; глинистые и песчаные обнажения с мелкими группировками *Aongstroemia longipes, Bartramia pomiformis, Conostomum tetragonum, Dicranella grevilleana, Ditrichum cylindricum, Oligotrichum falcatum, Saelania glaucescens, Sphagnum steerei.* Кроме того, в списке представлены и некоторые широко распространенные виды, которые по каким-то причинам не попали в поле зрения при геоботанических исследованиях, такие как *Brachythecium cirrosum, Bryum pseudotriquetrum, Climacium dendroides, Myrinia pulvinata* и некоторые другие, они были без труда выявлены в результате проведения специальных поисков.

Таким образом, на данный момент флора мхов урочища «Ары-Мас» и его окрестностей насчитывает 203 вида и 2 разновидности, относящиеся к 28 семействам и 90 родам. Это одна из наиболее богатых локальных бриофлор Таймыра, уступающая по числу видов лишь флоре мхов окрестностей бухты Ледяной (233 вида) на Таймырском озере (предгорья плато Бырранга) (Fedosov, Ignatova, 2005). Флора мхов окрестностей пос. Кресты, также относящаяся к подзоне южных тундр, включает 141 вид (Каннукене, Матвеева, 1986); в подзоне типичных тундр наиболее полно выявленная флора окрестностей пос. Тарея (включая гряду Даксатас) насчитывает 180 видов (Благодатских, 1974; с дополнениями). Примерно такой же уровень видового богатства характеризует флоры, расположенные в арктических тундрах: пос. Диксон — 130 видов, р. Убойная — 168 (Матвеева, 1998); несколько беднее флоры, относящиеся к полярным пустыням: мыс Челюскин — 88 видов (Афонина, 2004б), о-в Большевик — 120 (Афонина, Матвеева, 2003), о-в Октябрьской Революции — 111 видов (Афонина; неопубл. данные). Богатство флоры мхов урочища «Ары-Мас» определяется ландшафтным разнообразием территории, на которой представлены аллювиальная депрессия, занимающая левый берег р. Но-

[2] Номенклатура сосудистых растений приводится согласно Е. Б. Поспеловой и И. Н. Поспелова (2007).

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства во флоре мхов урочища «Ары-Мас» и его окрестностей (объем семейств по: Ignatov, Afonina, 1992)

Семейство	Число		Доля семейств, %
	родов	видов	
Amblystegiaceae	15	30	14.8
Dicranaceae	7	20	9.9
Bryaceae	3	19	9.4
Pottiaceae	9	19	9.4
Sphagnaceae	1	18	8.9
Mniaceae	6	15	7.4
Polytrichaceae	5	11	5.4
Plagiotheciaceae	5	10	4.9
Hypnaceae	4	9	4.4
Brachytheciaceae	3	6	3.0
Ditrichaceae	3	6	3.0

вой, песчаные террасы, моренные холмы с глинистыми обнажениями. В эрозионных воронках и на крутых склонах северной экспозиции гряды Гербей-Оджелун, расположенной к югу от лесного острова и достигающей высоты 130.6 м, распространены нивальные сообщества. Важно также, что изучение мхов урочища на заключительном этапе проводилось специалистом-бриологом, что позволило выявить флору наиболее полно. Следует отметить, что представленность на территории исследования лиственничных редколесий не оказывает заметного влияния на состав флоры мхов.

Спектр ведущих семейств изученной флоры мхов (табл. 1) типичен для южнотундровых флор и характеризуется выходом на первое место сем. *Amblystegiaceae* s. l., что, очевидно, связано с широким распространением в районе увлажненных и переувлажненных местообитаний. Этим же объясняется значительная представленность сем. *Sphagnaceae.* Ведущее положение семейств *Pottiaceae* и *Bryaceae* обусловлено распространением на территории исследования почвенных обнажений, большинство видов из этих семейств приурочены к глинистым береговым ярам р. Новой, эродированным берегам ручьев, прорезающих моренные холмы, или к глинистым пятнам в пятнистых и пятнисто-бугорковых тундрах. Достаточно высокое участие сем. *Mniaceae,* а также *Dicranaceae* отражает бореальные связи изученной бриофлоры. Слабая представленность сем. *Grimmiaceae,* которое занимает в изученной флоре лишь 13-е место, связана с выравненностью рельефа территории исследования и отсутствием подходящих горных местообитаний.

Спектр географических элементов[3] флоры мхов «Ары-Маса» показывает преобладание арктомонтанных, бореальноарктических и бореально-арктомонтанных видов (табл. 2), что определяется географическим положением территории, расположенной на стыке Арктики и Субарктики. Значительное участие мультизонального элемента связано с распространением на территории исследования разнообразных местообитаний с нарушенным растительным покровом, многочисленных

[3] Система широтных элементов в основном согласуется с классификацией А. С. Лазаренко (1956), с некоторыми изменениями.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение географических элементов
во флоре мхов урочища «Ары-Мас»

Географический элемент	Число видов	Участие во флоре (%)
Арктический	10	4.9
Арктомонтанный	64	31.4
Бореальноарктический	36	17.6
Бореально-арктомонтанный	33	16.2
Бореальный	24	11.8
Бореально-неморальный	1	0.5
Мультизональный	36	17.6
Всего	203	100

обнажений минерального грунта и т. д. В целом все или почти все локальные и региональные флоры мхов характеризуются высокой представленностью мультизональных видов, что в значительной степени обусловлено особенностью географии мхов — наличием у них более широких ареалов, чем у сосудистых растений.

Интересные фитогеографические находки

Виды, новые для бриофлоры Таймыра

Oligotrichum falcatum. — Арктомонтанный вид, преимущественно с берингийским, в широком смысле, распространением. На Аляске и Чукотке *Oligotrichum falcatum* довольно обычный вид, он известен также в Гренландии, Канаде и в азиатской части России (Красноярский край, Иркутская обл., Якутия, Хабаровский край, Магаданская обл.) (Ivanova et al., 2005), недавно обнаружен на Камчатке (устн. сообщ. И. В. Чернядьевой). Этот ацидофильный вид растет обычно в нивальных местообитаниях — на скалах, каменистых и щебнистых склонах, на обнаженной почве вблизи тающих снежников. В 2007 г. *Oligotrichum falcatum* был обнаружен на юго-востоке Таймырского автономного округа, в районе краевой эрозии Анабарского щита (Федосов, 2007). Здесь этот вид массово встречается в сырых расщелинах в альпийском поясе, а также в нишах песчаниковых скал и на продуктах их разрушения, часто среди *Diapensia obovata.* На Ары-Масе *O. falcatum* также приурочен к песчанистому субстрату и связан с сообществами из *Diapensia obovata,* которая является крайне редкой на Таймыре (известна из двух местонахождений). Находки *Oligotrichum falcatum* на Ары-Масе — самые западные в Российской Арктике, ближайшие местонахождения, расположенные в арктической Якутии, т.е. удалены почти на 1000 км.

Sphagnum inundatum. — Вид, преимущественно с приокеаническим распространением, встречается в Европе, Китае, Японии и Северной Америке; на территории России известен в европейской части, на Кавказе и в Приморье. Ары-Мас — второе местонахождение вида в азиатской части России.

Sphagnum steerei. — Редкий вид, распространенный преимущественно в арктических и субарктических районах в Северной Америке и Азии (McQueen, Andrus, 2007). В России впервые указывается K. I. Flatberg (1984) по сборам М. Н. Аврамчика в 1945 г. на Чукотке. В ходе ревизии гербарных материалов комплекса *Sphagnum imbricatum* для Флоры мхов России А. И. Максимовым (2007) было установле-

но распространение *S. steerei* в Западной Сибири (полуострова Ямал и Гыданский), в Якутии, на Чукотке, в Корякском автономном округе, Магаданской обл. и на Камчатке. На Таймыре, как и предыдущий вид, *S. steerei* весьма обилен в зоне краевой эрозии Анабарского щита (Федосов, 2007), преобладающими породами которого являются кислые песчаники и продукты их вторичного разрушения. На Ары-Масе он также встречен на песчаной террасе р. Новой в недавно сформированном полигональном болоте в сырой депрессии (суммарная мощность моховой дернины и торфа — не более 10 см).

Tortula cernua. — Довольно широко распространенный вид в горных и субокеанических районах Голарктики. На территории России известен в Мурманской и Новгородской областях, в Южной Сибири (Саяны, Забайкальский край), Якутии, на Чукотке, Камчатке и Курильских островах (Ignatov et al., 2006); встречается спорадически на плато Путарана (Среднесибирское плоскогорье) (Чернядьева, 1990), его обнаружение в южной части п-ова Таймыр в окрестностях урочища «Ары-Мас» вполне закономерно.

Виды, редкие в Российской Арктике

Aongstroemia longipes. — Редкий вид для флоры России, имеющий единичные местонахождения в Арктике: на Ямале (Czernyadjeva, 2001), Таймыре (бухта Ледяная) (Fedosov, Ignatova, 2005) и Чукотке (Афонина, 2004в).

Bryoerythrophyllum ferruginascens. — До недавнего времени в Российской Арктике вид был известен только для Земли Франца-Иосифа и Чукотки (Afonina, Czernyadjeva, 1995), в настоящее время он приводится для Хабаровского края, Якутии, Алтайского края (Ignatova, Ignatov, 2001) и Таймыра (бухта Ледяная) (Fedosov, Ignatova , 2005). Исследования последних лет показали, что *B. ferruginascens* спорадически встречается в Забайкальском крае (Афонина, 2008) и на Камчатке (Чернядьева, 2007). Однако следует отметить, что ареал его выявлен все еще недостаточно хорошо, поскольку *B. ferruginascens* внешне похож на близкий широко распространенный вид *B. recurvirostrum,* от которого отличается главным образом развитием выводковых тел на ризоидах. Вполне возможно, что при беглом определении коллекций допускались ошибки и среди образцов, определенных как *B. recurvirostrum*, есть *B. ferruginascens.*

Myrinia pulvinata. — Бореальный вид, характерный для зон хвойно-широколиственных лесов, редко заходящий в Арктику. В Российской Арктике известны единичные местонахождения вида на Полярном Урале, Таймыре, в Хараулахском районе Якутии и на Чукотке (Afonina, Czernyadjeva, 1995).

Pohlia beringiensis. — Вид, сравнительно недавно описанный с Аляски (Shaw, 1982); в России известен из единичных местонахождений в Ненецком автономном округе (Афонина, 2006), на Ямале (Czernyadjeva, 2001), Северной Земле, плато Путорана, на Алтае, Чукотке, в Магаданской обл. (Czernyadjeva, 1999).

Sphagnum auriculatum. — Бореальный вид, редко заходящий в Арктику. На территории России преимущественно распространен в европейской части, а в азиатской известен на п-ове Таймыр (бухта Ледяная) (Fedosov, Ignatova, 2005) и в Амурской обл. (Абрамова, Абрамов, 1977).

Timmia sibirica. — Вид, описанный с Нижней Тунгуски (Lindberg, Arnell, 1890), на территории России встречается довольно редко. В Арктике он известен на Северной Земле (Афонина, Матвеева, 2003), на Чукотке (Афонина, 2004в), недавно обнаружен на п-ове Таймыр (бухта Ледяная) (Fedosov, Ignatova, 2005).

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность Е. А. Игнатовой и В. И. Золотову за помощь при определении ряда проблемных образцов, И. Н. Поспелову, Е. Б. Поспеловой и Б. П. Деренюку за помощь в организации полевых работ.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 05-04-48780).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. К бриофлоре Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. 1977. Т. 14. С. 212—219.

Афонина О. М. Флора листостебельных мхов // Ары-Мас: природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива / Под ред. Б. Н. Норина. Л., 1978. С. 87—96.

Афонина О. М. Виды *Hypnum* секции *Hamulosa* (*Musci, Hypnaceae*) в России // Arctoa. 2004а. Т. 13. С. 9—28.

Афонина О. М. Дополнения к флоре мхов мыса Челюскин (полуостров Таймыр) // Бот. журн. 2004б. Т. 89. № 10. С. 1612—1616.

Афонина О. М. Конспект флоры мхов Чукотки. СПб., 2004в. 260 с.

Афонина О. М. Листостебельные мхи — *Bryopsida* // Красная книга Ненецкого автономного округа. Нарьян-Мар, 2006. С. 118—125.

Афонина О. М. Мхи национального парка «Алханай» (Забайкальский край) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 12. С. 1878—1896.

Афонина О. М., Матвеева Н. В. Мхи острова Большевик (Архипелаг Северная Земля) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 9. С. 1—24.

Благодатских Л. С. Бриофлора центральной части Западного Таймыра (среднее течение р. Пясины): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974. 20 с.

Игнатова Е. А. О распространении видов *Dicranum* с трубчато свернутыми листьями в России // Актуальные проблемы бриологии. Тр. Междунар. совещ., посвящ. 90-летию со дня рожд. Анастасии Лаврентьевны Абрамовой (Санкт-Петербург, 22—25 ноября 2005 г.). СПб., 2005. С. 95—101.

Каннукене Л. Р., Матвеева Н. В. Листостебельные мхи окрестностей пос. Кресты // Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 89—100.

Лазаренко А. С. Основні засади классифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. бот. журн. 1956. Т. 13. № 1. С. 31—40.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. СПб., 1998. Вып. 21. 220 с.

Норин Б. Н., Игнатенко И. В., Кнорре А. В., Ловелиус Н. В. Растительность и почвы лесного массива Ары-Мас (Таймыр) // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 9. С. 1272—1283.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. 1. М., 2007. 457 с.

Федосов В. Э. Новые находки мхов в Таймырском автономном округе // Arctoa. 2007. Т. 16. С. 192—197.

Чернядьева И. В. Бриофлора северо-запада плато Путорана // Новости систематики низших растений. Л., 1990. Т. 27. С. 153—157.

Чернядьева И. В. Мхи природного парка «Ключевской» (Камчатка, Дальний Восток) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1663—1681.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. Mosses of Russian Arctic: check-list and bibliography // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 99—142.

Czernyadjeva I. V. On the distribution of propaguliferous species of *Pohlia* (*Bryaceae, Musci*) in Russia // Arctoa. 1999. Vol. 8. P. 51—56.

Czernyadjeva I. V. Moss flora of Yamal Peninsula (West Siberian Arctic) // Arctoa. 2001. Vol. 10. P. 121—150.

Ignatov M. S., Afonina O. M. Check-list of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1—85.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1—130.

Ignatova E. A., Ignatov M. S. Bryoerythrophyllum ferruginascens (Stirt.) Giac. (Pottiaceae, Musci) in Russia // Arctoa. 2001. Vol. 10. P. 151—154.

Ivanova E.I., Ignatov M. S., Milyutina I. A., Bobrova V. K. On the morphological and molecular differences between *Oligotrichum hercinicum* and *O. falcatum* (*Polytrichaceae, Bryophyta*) // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 1—11.

Fedosov V. E., Ignatova E. A. Bryophyte flora of the «Ledyanaya Bay» key plot (Byrranga Range, Taymyr, Siberian Arctic) // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 71—94.

Flatberg K. I. A taxonomic revision of the *Sphagnum imbricatum* complex // K. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1984. N 3. P. 1—80.

Lindberg S. O., Arnell H. W. Musci Asiae Borealis. II. Laubmoose // Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 1890. Bd 23(10). S. 1—163.

Maksimov A. I. Sphagnum imbricatum complex (*Sphagnaceae, Bryophyta*) in Russia // Arctoa. 2007. Vol. 16. P. 25—34.

McQueen C. B., Andrus R. E. Sphagnaceae Dumortier // Flora of North America. 2007. Vol. 27. P. 45—101.

Shaw A. J. Pohlia Hedw. (Musci) in North and Central America and West Indies // Contr. Univ. Michigan Herb. 1982. Vol. 15. P. 219—295.

SUMMARY

The «Ary-Mas» tract is the northernmost forestland in the world, situated in the southeastern part of Taymyr Peninsula in the Novaya River middle course (left tributary of the Khatanga River). As a result of additional bryofloristic investigation in 2007 and revision of moss collection gathered in 1969—1971 and 1974, 71 species and 2 varieties new to the flora of Ary-Mas were revealed. Four species (*Oligotrichum falcatum, Sphagnum inundatum, S. steerei, Tortula cernua*) and 2 varieties (*Hennediella heimii* var. *heimii, Fontinalis antipyretica* var. *antipyretica*) are reported for the moss flora of Taymyr Peninsula for the first time, their distribution are considered. Mistaken records of 8 species for Ary-Mas were corrected. At present, the moss flora of Ary-Mas includes 203 species and 2 varieties. Annotated list of new species of the Ary-Mas moss flora, brief analysis of the flora and its comparison with some local floras of Taymyr Peninsula are given.

УДК 581.9-711.712 : 581.522.632 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© **А. В. Чкалов, В. П. Воротников**

ОПЫТ ВЫДЕЛЕНИЯ ФЛОРОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГРУПП МАНЖЕТОК (*ALCHEMILLA, ROSACEAE*) ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

A. V. CHKALOV, V. P. VOROTNIKOV. TRIAL OF DISTINGUISHING OF FLOROGENETIC GROUPS WITHIN THE CENTRAL RUSSIAN *ALCHEMILLA* (*ROSACEAE*)

Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Факс (831) 4659758
E-mail: biofor@yandex.ru
Поступила 10.04.2008

Изучены закономерности формирования флоры рода Манжетка (*Alchemillal*) на территории Центральной России. Отмечается роль плейстоценовых оледенений как основного фактора, обусловившего особенности миграционной фракции и сложение автохтонной части флоры. Выделены группы видов, сходные по происхождению, времени и пути проникновения на данную территорию. Отмечается роль перигляциальной зоны как меридионального и широтного миграционного пути. Изучение распространения и структуры ареала эндемичных видов (*Alchemilla substrigosa, A. leiophylla, A. litwinowii*) позволило выдвинуть гипотезу о значении зон флювиогляциальной аккумуляции как локальных участков видообразования манжеток плейстоценового возраста. «Флювиогляциальная» гипотеза обосновывает точку зрения о дискретно-стадийном (в противоположность мнению о

непрерывном, происходящем в том числе в настоящее время) гибридогенном видообразовании манжеток на равнинных территориях. Доказывается тесная взаимосвязь между последствиями оледенений и пространственно-временными характеристиками событий видообразования манжеток. Эта «рабочая гипотеза» применима для дальнейшего флористического и систематического изучения разнообразия манжеток, а использование их как «проявляющего рода» представляется весьма перспективным.

Ключевые слова: апомикты, видообразование, плейстоценовые оледенения, флорогенез, *Alchemilla.*

Род *Alchemilla* L. (Манжетка) — сложная в систематическом отношении группа, прежде всего в силу неопределенности систематического статуса выделяемых внутри его форм — апомиктических видов (Завадский, 1961), или agamospecies, как предпочитал называть их В. Н. Тихомиров (1975, 1986, 2001). Проблематичность статуса связана не только с догматизированным применением концепции «биологического вида» (Майр, 1974), не способной вместить в свои рамки все многообразие форм существования видового (надорганизменного) уровня организации живого (Завадский, 1961), но тем не менее претендующей на право принимать решение об искусственности или естественности выделяемых систематиками таксонов видового уровня. Более важно то, что по объективным и субъективным причинам не всегда описание новых видов происходило методически безупречно (с точки зрения постулируемого как основного для систематики морфолого-географического метода — Юзепчук, 1958) — на достаточном материале и соответственно с четкими представлениями о hiatus'ах для близких видов, с твердо уясненными представлениями о закономерностях распространения видов (структуре и конфигурации их ареалов).

Открытие факультативности апомиксиса у манжеток (Глазунова, 1977, 1987) устранило ряд серьезных противоречий в систематике этой группы: в частности, конфликт между прочно утвердившимся представлением об облигатности апомиксиса у манжеток (Murbeck, цит. по: Комаров, 1945 : 270—272) и соответственно давности становления видового многообразия манжеток (Fröhner, 1980), с фактами относительно недавнего видообразования на территории Средней России, носящего откровенно гибридогенный характер (Юзепчук, 1954). Пытаясь объяснить эти факты, С. В. Юзепчук (1954) склонялся даже к возможности признать факты «мутационного» видообразования в роде.

В то же время доказательство факультативности апомиксиса еще в большей степени осложнило задачу таксономического изучения видов, считавшихся облигатно апомиктичными, с чем и связывались прежде утверждения о морфологической, эколого-ценотической, географической определенности, а в конечном итоге и об естественности выделяемых таксонов.

Картина неограниченной возможности скрещивания видов, непрерывной (в пространстве и времени), потенциально безграничной, превращает задачу изучения видового разнообразия манжеток не просто в сложную, трудновыполнимую, но принципиально эвристически бесперспективную и ненужную. И драматично не само по себе стирание, растворение в межвидовых скрещиваниях морфологических hiatus'ов, служащих основанием, на котором выделяются некие более или менее дискретные формы, а то, что теряется информация об эколого-ценотических условиях местообитаний, истории развития флоры и растительности, носителями которой являются эти виды (как неоднократно подчеркивали исследователи этого рода (Юзепчук, 1941, 1954; Тихомиров, 1964, 1976, 2001; Fröhner, 1975, 1980, 1995)).

Говоря о ценности упомянутой информации, нельзя не отметить, что если экологическая ее составляющая была в значительной степени исследована и на-

блюдения за экологической спецификой видов неизменно приводятся в литературе (Юзепчук, 1941; Тихомиров, 1964, 2001), то историческая составляющая этого многообещающего в исследовании флорогенеза рода освещена слабо, и прежде всего из-за упомянутых противоречивых прежде представлениях об особенностях видообразования манжеток. Заметим только, что для пространств европейской части России приводится большое количество эндемичных видов (Юзепчук, 1941; Тихомиров, 2001), хотя спорным остался даже вопрос об основных центрах видообразования манжеток Восточной Европы. С. В. Юзепчук (1951), по-видимому, склонен был видеть Урал как место возникновения описанных им из Поволжья видов. И хотя В. Н. Тихомиров (1998) упоминал Поволжье как самостоятельный центр видообразования манжеток, в монографической сводке «Флора Восточной Европы» (2001) Поволжье как центр видообразования им уже не приводится.

Нижегородская область — регион Поволжья, на территории которого контактируют ключевые природные комплексы Центральной России (степной, таежный и широколиственный). Этот регион испытывает заметное флористическое влияние Урала (Тихомиров, 1996), перенес действие оледенений и имеет на своей территории пути для интенсивной миграции растений. Изучение особенностей распространения видов манжеток на такой территории представляется весьма актуальным с точки зрения решения ряда упомянутых проблем, но прежде всего для реконструкции истории становления флоры манжеток Центральной России.

Общие основания для реконструкции истории становления видового состава манжеток на территориях, подвергавшихся четвертичным оледенениям

Одним из ведущих факторов, определявших геологические изменения на территории Средней России и соответствующие им изменения флоры, а в конечном итоге современные ее черты, были четвертичные оледенения. Поэтому привлечение теоретических выводов, полученных при изучении арктической флоры, где в качестве ключевого выступал тот же фактор, вполне обосновано.

«Применительно к условиям такой страны, как Арктика, надо еще особенно подчеркнуть, что связь распространения определенных видов с неоледеневавшими пространствами вовсе не обязательно должна выражаться в совпадении границ их ареалов с границами древнего оледенения. Последнее говорило бы о полной иммобильности растений в отношении расселения, что мало вероятно в условиях, когда для него открываются совершенно не занятые пространства, освобождающиеся при таянии ледниковых покровов (Толмачев, 1986 : 130)». «Затронув общие проблемы эволюции, мы не можем обойти молчанием вопрос о темпах и конкретных формах видообразования. Обилие в Арктике видов широко распространенных при практическом отсутствии узкоэндемичных (описываемые в качестве таковых по единичным находкам в дальнейшем обычно оказываются распространенными более широко) говорит в пользу предположения, что виды растений, приобретшие в ходе своего становления комплекс свойств, достаточно обеспечивающий их процветание в условиях Арктики, в дальнейшем оказываются относительно устойчивыми. Способствует этой устойчивости, вероятно, и значительное единообразие условий существования растений в различных секторах Арктики, благоприятствующее широкому расселению вообще приспособленных к арктическим условиям

видов без преобразования их природы и ограничивающее расовую дифференциацию широко распространенных видов (там же : 123)».

На основе приведенных выше высказываний мы позволим себе сделать ряд частных выводов применительно к нашей проблеме, а также укажем на ряд положений, на которых базируются наши дальнейшие рассуждения.

1. Не рассматривая принципиально вопрос о том, было ли оледенение сплошным, отметим, что ряд видов, будь они сосредоточены на пространствах, расположенных севернее границы оледенения (на неоледеневавших участках, нунатаках и т. п.) или непосредственно у его границы, обладают комплексом свойств, которые обусловливают их выживание в условиях близости ледника. Таким образом, они имеют все предпосылки к движению вслед за отступающей границей оледенения и захвату освобождающихся вновь территорий. Виды, не соседствовавшие с границей оледенения, оказываются в роли внедряющихся в уже сформировавшийся растительный покров.

2. Переживание вида у границы оледенения означает, что на будущем освобожденном пространстве его распространение может быть сплошным (в случае, если условия сменяющихся растительных сообществ окажутся подходящими), а относительная встречаемость — высокой. И принципиально важно обратное: если занимаемое видом пространство в пределах оледенения обширно и встречаемость его постоянно высокая, то это означает его присутствие в прошлом у границ оледенения. Это позволяет по относительной встречаемости вида определить место его возникновения (если граница зоны обилия четко совпадает с границей какого-либо из оледенений) или утверждать, что вид выступал в роли переживающего, если его ареал ровно (в плане встречаемости) простирается до границ оледенения. Если же границы зоны высокой встречаемости широко распространенного вида не совпадают с границами оледенений, то это свидетельствует о том, что вид выступал в качестве переживающего, но его возникновение с оледенением не связано.

3. Наоборот, если вид характеризуется локальным распространением, то его появление связано не с присутствием у границы оледенения, а с локальными геологическими пертурбациями, появлением локальных «прорех» в растительном покрове.

4. Фактор массового «наступления» видов из приграничных с освобождаемыми (не занятыми растительностью) территориями участков имеет ряд важных черт: 1) высвобождаемая территория не может быть не занята растительностью в сравнительно короткие сроки (если имеется источник диаспор); 2) если в растительном покрове появляется «прореха», пусть и значительной величины, но окруженная источниками диаспор, то возникший вид все равно будет занимать гораздо меньшее в сравнении с величиной «прорехи» локальное пространство (и то при условии наличия подходящей ниши), из-за того, что остальное пространство будет активно заселяться уже хорошо адаптированными видами и непременно будет занято ими.

5. Сколь просто и закономерно вселение видов в близлежащие свободные от растительности, экологически сходные пространства, столь же проблематично их распространение в места, где флора и растительность уже сформированы и устоялись в своих связях. Эта ситуация просматривается в следующих особенностях современного распространения и встречаемости вида: 1) спорадичность встреч; 2) занятие экологических ниш крайних по отношению к нишам близких видов (избегание перекрывания ниш (Джиллер, 1988)), и часто не соответствующих особенностям ниши вида в зоне его сплошного распространения; 3) приуроченность находок вида к миграционным путям.

6. Применительно к Русской равнине можно говорить о существовании мощных естественных путей миграции, каковыми являются крупные реки (Вальтер, Алехин, 1936), практически исключительно в направлении с северо-запада на юго-восток. Они создают поток диаспор вследствие флювиальных, а прежде и флювиогляциальных явлений. Это создает картину инвертированной встречаемости: благодаря мощности потока диаспор северные эндемики (более эволюционно молодые — согласно истории оледенений и данным о расположении их зон обилия) становятся на территории Средней России более обычными, чем более древние эндемики Поволжья. Аналогично следует ожидать картину относительно высокой (в сравнении с территориями, лежащими к северо-западу) встречаемости поволжских эндемиков в областях, лежащих к югу и юго-востоку от центров их возникновения (насколько позволяет совокупность экологических условий указанных территорий).

7. Для реконструкции истории вида мы используем особенности структуры его ареала (см. далее).

8. Помимо структуры ареала мы учитываем его абсолютные размеры (правило Уиллиса (Willis) — Культиасов, Павлов, 1972), прежде всего для приблизительного сравнения их возраста.

9. Отмеченная (Чкалов, 2008) тесная связь манжеток с видами луговой и березняковой исторических свит (Зозулин, 1970) свидетельствует о необходимости специфической ценотической обстановки для распространения манжеток. С одной стороны, невозможность их активного участия в сложении растительности в условиях доминирования лесной формации времен плиоцена (Гричук, 1950); с другой — скромные возможности для миграций и активного распространения видов, даже если луговые сообщества и представлены в растительном покрове. Таким образом, пертурбации растительности во времена оледенений и формирование специфических ценотических условий перигляциальной зоны создали исключительные возможности для распространения манжеток.

10. По крайней мере в отношении части изученных видов можно с уверенностью указать на тесную связь их миграции и соответственно особенностей современного распространения с распространением отдельных типов растительных сообществ — флороценотипов (Камелин, 1973: 10). Прежде всего это относится к видам, сопряженным с неморальным комплексом. В этом же ключе можно трактовать миграции видов, входивших в состав перигляциальных сообществ, охарактеризованных разными исследователями как «холодная плейстоценовая лесостепь (И. М. Крашенинников), перигляциальная степь (Е. М. Лавренко, В. П. Гричук), болото—степь (В. В. Ревердатто), тундра—степь (М. П. Гричук и В. П. Гричук), перигляциальная лесотундра (Б. А. Тихомиров), лесотундра—лесотепь (B. Frenzel)» (Боярская, 1965).

Alchemilla substrigosa Juz. как модельный объект для изучения эндемизма

В литературе (Юзепчук, 1941; Тихомиров, 2001) указывается на эндемичность этого вида для Поволжья. До недавнего времени вид считался исключительно редким в Средней России (Тихомиров, 1964). В. Н. Тихомиров с соавт. (1973) в результате исследований во Владимирской обл. указали на места массового произрастания *A. substrigosa*.[1] Нами (Чкалов, Воротников, 2006) отмечена сходная ситуация

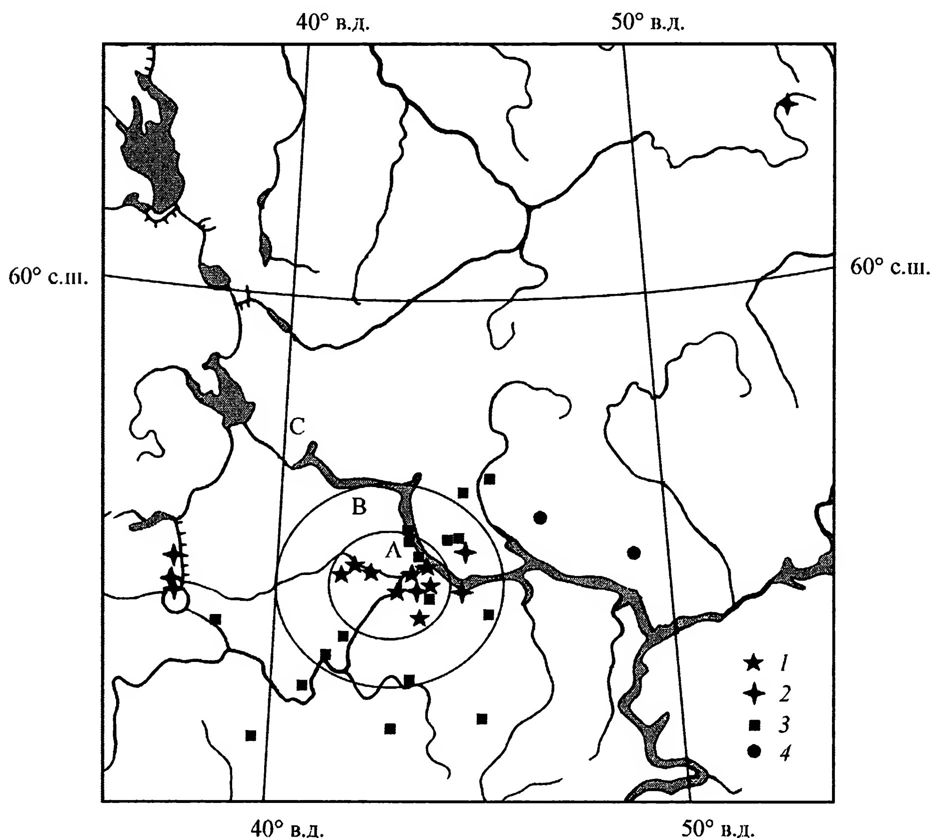
[1] Номенклатура приводится согласно В. Н. Тихомирову (2001).

для Нижегородской обл. Неплохая изученность распространения вида, а также типичность его характеристик как эндемика делает его удобным модельным объектом для исследования поволжского эндемизма манжеток в целом.

На рисунке представлена в точечном виде часть ареала *A. substrigosa.* В структуре ареала явно выделяются 3 зоны, различающиеся своими характеристиками.

А — Центральная зона (центр возникновения вида). Характеризуется высоким обилием и частотой встречаемости вида, широтой его экологической амплитуды, значительными морфологическими уклонениями.

Наблюдения в пункте массовой встречаемости вида (окрестности с. Старая Пустынь Арзамасского р-на Нижегородской обл.), обработка гербарных сборов с данной территории показали, что по сравнению с другими видами, тяготеющими к специфичным местообитаниям, отмеченным в литературе (например, Тихомиров, 1964), наш вид демонстрирует широчайшую амплитуду, массово произрастая на регулярно заливаемых участках пойм, сырых лугах, в тени хвойно-широколиственных лесов, ольшаников и одновременно на песчаных пустошах, среди немногочисленных ксерофитов. Для *A. substrigosa* отмечены значительные морфологические уклонения: встречаются экземпляры с оголенными стеблями, в значитель-



Местонахождения *Alchemilla substrigosa* в Центральной России.

1 — вид встречается обильно; *2* — встречаемость не отмечена; *3* — вид встречается в небольшом числе особей; *4* — не указано точное местонахождение, лишь находки по районам. А, В, С — соответствующие зоны ареала (пояснения в тексте). Местонахождения приведены по: материалам гербария ННГУ; по Тихомирову и др., 1973; Тихомирову, 1975, 1986, 1990; Абрамову, 1989; Решетниковой, Урбанавичуте, 2000.

ной степени варьируют плотность клубочков, облик соцветия, сильно варьируют размер цветов, глубина надрезов листьев, хотя растения хорошо узнаваемы: и габитуально, и благодаря очень характерному опушению. Таким образом, проявляются многие характерные черты, свойственные центру возникновения вида (Синская, 1948).

В — Зона активного выноса диаспор. Характеризуется высокой относительной частотой встречаемости (иначе говоря, в местах массового произрастания манжеток вид встречается примерно в равной степени с обычными видами). Существенным отличием от зоны А служит отсутствие мест массового произрастания вида, а также меньшая экологическая амплитуда, «типичность» морфологических черт (отсутствие резких уклонений).

С — Зона заноса. Нахождение вида представляет собой исключительную редкость. Облик вида типичен. Чаще всего вид встречается в местах, где занос его диаспор происходит при участии человека. Яркий пример — особенности распространения манжеток в Мурманской обл. (Филимонова, 2006).

Зона С для *A. substrigosa* простирается до поймы р. Вычегды (Тихомиров, 1976) на север, до Предуралья (Тихомиров, 1964) — на востоке, на запад — до Смоленской обл. (Глазунова, 2006). Таким образом, мы имеем пространственное отражение особенностей истории вида в структуре его ареала, отражение процесса становления вида, его «адаптивной радиации» (Камелин, 1973 : 8). Встречаемость вида в этих зонах непосредственно связана со степенью их «обсеменяемости» диаспорами, вероятность которой, в свою очередь, резко убывает с увеличением расстояния от «Центра».

На основе обобщения данных об *A. substrigosa* мы приходим к следующим общим выводам в отношении особенностей поволжских эндемиков.

1. Аналогичные с *A. substrigosa* особенности распространения *A. leiophylla* Juz. и *A. litwinowii* Juz. позволяют утверждать, что выводы, сделанные на основе изучения *A. substrigosa,* можно экстраполировать на равнинные эндемичные виды-апомикты рода *Alchemilla* в целом.

2. Зона А имеет довольно небольшую протяженность (в нашем случае — около 100 км как в направлении север—юг так и запад—восток), локальна, что, учитывая выраженную приуроченность видов к участкам с коренной растительностью, не претерпевшей сильных антропогенных (прежде всего связанных с сельскохозяйственной деятельностью) нарушений, затрудняет ее обнаружение.

3. Зона А четко очерчена. Если связывать эту зону с возникновением вида, то следует расценивать этот факт как наличие в период его возникновения четко отграниченной зоны для вселения (существование свободного от растительности пространства).

4. Зона В также имеет незначительную протяженность. Учитывая хорошую флористическую изученность Мещеры (Тихомиров, 1986) и Московской обл. (Тихомиров, 1969), можно утверждать, что центральная часть Мещеры и Московская обл. относятся к зоне С ареала *A. substrigosa,* т. е., с точки зрения практической флористической работы, обнаружение зоны В надежно свидетельствует о близости центра возникновения (зоны А).

5. Процесс возникновения видов рода *Alchemilla* можно и нужно рассматривать в связи с геологической историей территории, причем представления о ней могут дополняться данными о развитии ареала вида (Попов, 1950; 1983 : 68—129).

6. Учитывая разные размеры зоны А различных видов рода *Alchemilla*, их географическое положение, тем более абсолютные размеры ареала (размеры зоны С) (в соответствии с правилом Уиллиса), можно считать доказанным положение о разновозрастности видов манжеток, эндемичных в том числе. Датировка их возраста

возможна при учете геологических событий, происходивших на исследованной территории, размеров и конфигурации зон А и С.

7. Учитывая то, что основные геологические события позднего четвертичного периода на обследованной территории связаны с формированием и трансформациями долин рек и прарек (Асеев, 1959), именно к этим территориям приурочены зоны А видов-эндемиков.

8. Условия местообитаний в зоне А, где вид произрастает в массе относительно изолированно от других видов, можно соотносить с нишей, занятой видом непосредственно в момент возникновения.

9. Поскольку все изученные виды-эндемики (*A. substrigosa, A. litwinowii, A. leiophylla*) в зоне А проявляют себя как синантропные, мы полагаем достаточно обоснованным, что синантропность видов манжеток обусловлена, в первую очередь, антропогенным фактором, высвобождающим местообитания (нарушающим растительный покров), а также доступностью и количеством (концентрацией) диаспор данного вида. Иначе говоря, первостепенным фактором, определяющим синантропность вида на конкретной территории (как и его встречаемость в целом), является количество диаспор вида (т. е. его биомасса в данном месте), которое, в свою очередь, прямо обусловлено историей формирования видового состава данной территории.

Флорогенетические группы манжеток Нижегородской обл.

С учетом приведенных соображений о закономерностях флорогенеза манжеток нами выделены следующие флорогенетические группы манжеток.

1. Евросибирская (ЕС). Ареал простирается от Атлантики до Сибири (иногда до Дальнего Востока). На территории Средней России это наиболее обычные, обильно встречающиеся виды. В связи с этим мы полагаем несомненным присутствие этих видов в травянистых сообществах перигляциальной области днепровского оледенения, однако весьма примечательно их отсутствие на Кавказе (Юзепчук, 1941; Тихомиров, 2001). На основании этого можно утверждать, по аналогии с распространением других видов (Попов, 1983), что они отсутствовали на территории Средней России в период лихвинского межледниковья (Почвенно-геологические.., 1984), но в то же время следует признать их наличие в перигляциальной зоне днепровского оледенения, чтобы объяснить их современное широкое распространение. Разрешением этого кажущегося противоречия, по нашему мнению, может быть то, что эти виды несомненно альпийского генезиса (Fröhner, 1995) в период отступания днепровского (рисского I) оледенения (Вигдорчик и др., 1962) спустились из мест своего возникновения и следовали за границей ледника. Причем, если нам кажется абсолютно естественным движение видов за ледником в меридиональном направлении, то эти виды демонстрируют на самом деле естественность и широтной миграции вдоль границы оледенения по вновь освобождающимся пространствам вплоть до Центральной России. Сам факт того, что эти виды проявили такую способность к выживанию и миграции в период с суровыми климатическими условиями и несколько, надо полагать, отличными в сравнении с местом их возникновения экологическими условиями, согласуется с тем, что и в настоящее время они — выносливые, типичные синантропные виды, занесенные в том числе и на другие континенты (Тихомиров, 2001). Согласно В. Н. Тихомирову (1976), — это группа синантропных европейских видов: *A. micans* Buser, *A. subcrenata* Buser, *A. monticola* Opiz, *A. vulgaris* L. emend. Fröhner.

2. Восточно-Европейская (ВЕ). Ареал занимает территорию Восточной Европы (помимо Русской равнины виды отмечаются для Кавказа, Урала, на западе иногда достигают Центральной Европы, на востоке — Западной Сибири). Группа неоднородная по происхождению видов, но сходная по особенностям их распространения и эколого-ценотическим предпочтениям: *A. hirsuticaulis* H. Lindb., *A. baltica* G. Sam. ex Juz., *A. glabricaulis* H. Lindb., *A. propinqua* H. Lindb. ex Juz., *A. conglobata* H. Lindb., *A. sarmatica* Juz., *A. cymatophylla* Juz., что должно быть напрямую связано с их присутствием в перигляциальной зоне максимального оледенения, и это позволяет датировать возраст большинства из них как минимум ранним плейстоценом. Возникновение части видов в отличие от предыдущей группы приурочено к территории Восточной Европы, конкретно — к Предуралью. Наличие в долихвинских отложениях Предуралья (общесыртовая свита) пыльцевых спектров, свойственных перигляциальной зоне (Антропоген.., 1965), указывает на вероятность «флювиогляциального» видообразования (см. далее) доднепровского возраста для большинства видов данной группы, что особенно вероятно, учитывая их отсутствие в Уральских горах (Тихомиров, 2001). Учитывая вторичность уральской флоры манжеток по отношению к кавказской (Юзепчук, 1951), закономерно связать именно с Кавказом место возникновения тех видов *(A. hirsuticaulis, A. conglobata),* которые там отмечены, хотя их миграция на территорию Центральной России происходила исключительно с юго-востока.

3. Эндемики Восточной Европы (ЭВЕ). Группа, хотя и сходная с предыдущей по значительной величине ареала и распространению, имеет совершенно иную историю. Ареалы (конкретно — зона А) их в значительной степени тяготеют к северо-западным регионам европейской части России. Соответственно возникнуть они могли только во времена одного из последних (микулинского, или, вероятнее, молого-шекснинского) межледниковий (Почвенно-геологические.., 1984). Именно у них наблюдается инверсия встречаемости (см. выше). Благодаря активной миграции они широко распространились, но встречаются на нашей территории в небольшом числе экземпляров и, как правило, изолированно от других видов манжеток, в иных местообитаниях. Четко иллюстрируют такую картину *A. heptagona* Juz. и *A. semilunaris* Alechin. Оба вида указаны для Московской обл. как «обычно, часто встречающиеся» (Тихомиров, 1969), отмечаются и места массового их произрастания. Аналогична ситуация, по-видимому, и для Тверской обл. В нашем регионе они встречаются нечасто, спорадически, в тенистых, нередко переувлажненных местах. Для Мордовии первый вид указывается как редкий (Тихомиров, Силаева, 1990), для Рязанской Мещеры — «изредка» (Тихомиров, 1975), а второй — как не играющий заметной роли (Тихомиров, 1996) и «редко» (Тихомиров, 1975) соответственно. Несколько иная ситуация с *A. breviloba* H. Lindb.: его характеризуют как «вид, тяготеющий к востоку области „Флоры" (Средней полосы России — прим. авторов)» (Тихомиров, 1964, 2001; Тихомиров, Глазунова, 2006). В нашем же регионе этот вид, так же как и предыдущие, встречается лишь спорадически, в основном единичными экземплярами. Аналогично для Мордовии (Тихомиров, Силаева, 1990) и Рязанской Мещеры (Тихомиров, 1975) его встречаемость указана как «редко». Так как для Московской обл. он приводится как «довольно редкий» (Тихомиров, 1969), приведенная картосхема демонстрирует, хотя и в пределах довольно локального пространства, сравнительно высокую частоту находок. Присовокупив к тому, что почти все цитируемые сборы принадлежат либо лично В. Н. Тихомирову, либо С. В. Юзепчуку, мы полагаем, что наблюдаемая картина является следствием того, что этот некрупный по размерам вид просто просматривается большинством коллекторов (аналогичная ситуация наблюдается и в NNSU (Гербарий Нижегород-

ского государственного университета им. Н. И. Лобачевского), где до недавнего времени сборы этого вида напрочь отсутствовали). Добавим, что и список местообитаний вида в Московской обл., где указаны «склоны оврагов, кустарники» (Тихомиров, 1969), демонстрирует более широкую экологическую амплитуду вида, чем в наших краях, где он встречается практически исключительно по открытым местам. В целом мы полагаем, что этот вид демонстрирует явное тяготение к северо-западным регионам (его зона А лежит, вероятно, несколько севернее Москвы, к окрестностям которой приурочены упомянутые выше находки). Меньшую частоту его встречаемости в сравнении с двумя другими видами этой группы можно объяснить большей мезоксерофильностью, что обусловливает значительное перекрывание с нишами других видов. Абсолютно идентичная ситуация наблюдается и в отношении *A. gibberulosa* H. Lindb.

4. Эндемики Поволжья (ЭП). Виды, часто встречающиеся в Поволжье и редкие на территориях, лежащих северо-западнее. Учитывая, что территория максимальной встречаемости типичного поволжского эндемика *A. substrigosa* расположена в Нижегородской обл., правомерно предположить, что здесь и находится центр возникновения вида. Наша задача — датировать время его возникновения. Очевидно, что вид должен был возникнуть в период после днепровского оледенения, так как современная зона его обилия (Приокское Полесье) была в те времена под ледниковым покровом (Почвенно-геологические.., 1984 : 27). Также невозможно представить, чтобы вид возник в перигляциальной зоне, так как в этом случае зона с высоким его обилием простиралась бы далее на север и запад, практически на всю территорию Средней России, а возможно, и шире.

Однако очевидно, что зона обилия локальна и локализована она благодаря развитию на прилегавшей местности полноценного растительного покрова. Таким образом, осталось выявить фактор, обеспечивший возникновение в последнем «прорехи», где смог возникнуть и закрепиться новообразовавшийся вид. Ключ к пониманию дают особенности геоморфологии зоны обилия вида. Здесь преобладают флювиогляциальные отложения днепровского и московского оледенений (Асеев, 1959; Почвенно-геологические.., 1984). «Область разливов талых вод не представляла сплошного моря пресной воды. Неглубокие озеровидные разливы и блуждавшие русла потоков перемежались с более высокими и периодически осушавшимися участками» (Равнины.., 1974 : 161). В период одинцовского межледниковья здесь образовались подзолистые и лугово-болотные почвы с признаками близкого залегания грунтовых вод и плохого дренажа (Асеев, 1959). Несомненно, что флювиогляциальные явления сформировали принципиально новые экологические ниши в сравнении с теми, что были в условиях, когда преобладала тундро-во-степная растительность (Боярская, 1965; Почвенно-геологические.., 1984), и обеспечили формирование пространств с ослабленной конкуренцией. Климат тогда был прохладный (среднегодовая температура перигляциальной зоны на 10° ниже современной, температура июля — на 7—8°) (Асеев, 1974), что в целом способствует апомиктическому видообразованию (Грант, 1984 : 305—306). Наблюдалась также ситуация столкновения в перигляциальной зоне вышеупомянутых групп ЕС и ВЕ, что нередко служит причиной гибридогенного видообразования (Грант, 1984 : 306; Цвелёв, 2005 : 60—65, 149—154, 293—306). В пользу такого, «флювиогляциального», видообразования свидетельствует и необычная для манжеток предрасположенность *A. substrigosa* образовывать обширные заросли на переувлажненных, аллювиальных местообитаниях. В целом несколько необычная для манжеток экологическая ниша обеспечила *A. substrigosa* достаточное конкурентное преимущество на данной территории, а затем и достаточное количество

диаспор для завоевания близлежащих, вновь освобождающихся территорий (при снижении уровня талых вод ледника). Знаменательно, что подобные черты свойственны не одной *A. substrigosa*, но и *A. leiophylla,* и *A. litwinowii,* которые считаются редкими на территории Средней России (Тихомиров, Глазунова, 2006), но обычны в Нижегородском Поволжье. Вероятно, подобное видообразование свойственно не только таким крупным рекам, как Ока и Волга, но и р. Ветлуге, к которой приурочены максимумы встречаемости *A. leiophylla*. Это — редкий для Средней России вид, но на прилегающих к долине р. Ветлуги территориях он встречается очень часто. Непосредственно в ее долине этот вид доминирует и его биомасса превышает, вероятно, суммарную биомассу всех остальных видов. Встречается он и на мезофильных лужайках, залежах, но подавляюще обилен по берегам канав, окраинам осоковых болот, щучковым лугам. Отмечаются формы солнечных местообитаний, характеризующиеся карликовым обликом, и экземпляры с разной степенью опушения листьев и уклонениями в форме листовой пластинки. До настоящего времени было принято считать *A. leiophylla* уральским видом (Тихомиров, 2001), однако относительно высокую встречаемость этого вида восточнее и юго-восточнее (правда, оцененную, вероятно, лишь по количеству гербарного материала) легко объяснить инверсией встречаемости (см. выше), а указания на приуроченность ее к мелколесьям по берегам ручьев подгольцового пояса гор Южного Урала (Горчаковский, 1975) свидетельствуют также, скорее, в пользу нашей точки зрения. Гораздо сложнее обосновать противоположную точку зрения: возникновение вида на Урале, отсутствие сплошной зоны обилия на территории Средней России и лишь ее локальную приуроченность к долине Ветлуги. Указания на находки вида на Кавказе (Юзепчук, 1941) подвергались сомнению (Тихомиров, 2001), а могут быть просто примером политопного возникновения сходных форм (Толмачев, 1974 : 50).

Таким образом, есть основания полагать, что «флювиогляциальное» видообразование манжеток свойственно всем рекам, служившим стоком талых вод ледника, что геоморфологически выражается в крупных отложениях долинных песков. При условии близкого расположения территорий с породами более тонкого гранулометрического состава (покровных, моренных, дочетвертичных и прочих суглинков, супесей), т. е. с более благоприятными для манжеток почвенными условиями, вероятность закрепиться у молодых видов увеличивается. Все упомянутые эндемики имеют ареалы примерно равных размеров (в своих крайних пределах), примерно сходную встречаемость на территории Средней России. Датировать время их возникновения мы склонны фазой отступания лухско-устинской стадии днепровского оледенения — одинцовским межледниковьем (Почвенно-геологические.., 1984).

В то же время имеется группа поволжских эндемиков, существенно более редких, чем упомянутые, со значительно меньшим диапазоном крайних точек ареала. Причиной тому, очевидно, стало то, что с ходом времени растительный покров на ненарушенных повторно ледником территориях устоялся прочнее, и возможностей расселения для вновь образовавшихся видов осталось еще меньше. Потому можно предположить, что была по крайней мере еще одна стадия видообразования, несколько более поздняя. В Нижегородской обл. участки относительно высокой встречаемости этих видов (*A. glyphodonta* Juz., *A. prasina* Juz.) приурочены также к территории Приокского Полесья, хотя эти зоны и существенно более локальны, а встречаемость этих видов в области значительно меньшая, чем у предыдущей группы. Как упоминалось выше, в сложении коренных пород Полесья принимают участие также флювиогляциальные породы московского оледенения. В период его отступания отмечалась высокая степень обводненности Мещеры в результате стока талых вод по долинам Клязьмы и Оки (Равнины.., 1974 : 164). Таким образом,

вновь возникла аналогичная прежней, благоприятная для видообразования ситуация. Возникновение этой группы мы датируем концом среднего—началом верхнего плейстоцена (икшинской стадией московского оледенения — микулинским межледниковьем) (Почвенно-геологические.., 1984).

5. Предуральская (ПУ). Виды, генетически связанные с Уралом и Предуральем. В первую очередь это *A. nemoralis* Alechin и *A. lindbergiana* Juz. Для них характерны следующие черты: 1) заметное тяготение к восточным регионам Средней России. Так, например, оба вида довольно обычны в Мордовии (Тихомиров, 1996), а для Мещеры (Тихомиров, 1986) ни один из них не отмечался. В Московской обл. *A. lindbergiana* отмечалась спорадически (Тихомиров, 1969), а *A. nemoralis* обнаружена совсем недавно (!) (Тихомиров, 1990). В Нижегородской обл. картина соответствует приведенным данным: в заволжской части оба вида встречаются, но лишь спорадически; в Правобережье *A. nemoralis* обычна, особенно по опушкам сохранившихся широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. *A. lindbergiana* встречается реже, но и на территории с полностью сведенными широколиственными лесами (X подрайон по Д. С. Аверкиеву (1954)) встречаются участки, где она растет в массе; 2) оба вида имеют сходные морфологические черты (параллельная изменчивость) (форма листовой пластинки, длина лопастей и глубина надрезов, структура цветоносов, размер, форма и характер опушения цветков) и на Урале — трудно отличимые от них родственные виды не вполне определенного систематического статуса (*A. rigescens* Juz. у *A. nemoralis, A. cinerascens* Juz. и *A. atrifolia* Zāmelis у *A. lindbergiana*); 3) принципиальным отличием этой группы от, например, группы ВЕ является четкая приуроченность предуральских видов к неморальным элементам флоры (и соответствующему флороценотипу (Камелин, 1973 : 10)), обусловленная распространением в голоцене широколиственных лесов из южно-уральского и алтайского рефугиумов (Камелин и др., 1999). Характерной чертой является уменьшение частоты встречаемости этих видов в связи со сведением широколиственных лесов как наиболее ценотически комфортных для них местообитаний. Время возникновения этих видов мы склонны датировать поздним плиоценом—ранним плейстоценом, если допускать их горное, или средним плейстоценом, если предполагать «флювиогляциальное» видообразование.

6. Мигранты из Западной Европы (МЗЕ). Виды, довольно поздно (вероятно, в позднем плейстоцене—голоцене) проникшие из Западной Европы через Прибалтику и Северо-Запад России: *A. glaucescens* Wallr., *A. plicata* Buser. В нашем регионе, Рязанской, Владимирской областях (Тихомиров, 1973, 1975, 1986) их местонахождения довольно отчетливо приурочены к долинам крупных рек. К северо-западу *A. glaucescens,* по крайней мере, встречается чаще: в Московской обл. — «обычный» вид (Тихомиров, 1969); по-видимому, аналогично и в Тверской обл. (А. А. Нотов — личн. сообщ.).

7. Сибирская (С). Единственный вид — *A. hebescens* Juz. с единственным местонахождением в пределах Нижегородской обл. Основной ареал лежит в пределах Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока и Монголии (Тихомиров, 2001).

Заключение

Нужно отметить, что с давних пор манжетки ставились на особое место среди апомиктов, по сравнению с родами *Rubus, Crataegus*, тем более *Hieracium* s. l. (Комаров, 1945 : 269—272). Их особые свойства пытались объяснить облигатностью апомиксиса. Как убедительно доказано (Глазунова, 1977, 1987), апомиксис у ман-

жеток факультативный, однако это не отменяет положения о том, что, несмотря на широкие возможности модификационной изменчивости (примеры см., например, у В. Н. Тихомирова (1969)), виды манжеток обладают поразительной константностью на протяжении гигантских по площади ареалов (Юзепчук, 1957; Fröhner, 1975), и даже некоторые видные систематики (Цвелёв, 2005 : 57) находят возможным считать их «хорошими» видами. Данные о структуре ареалов поволжских эндемиков позволяют утверждать, что выделение видов среди апомиктов, в частности представителей рода *Alchemilla*, приводит к описанию не «условных, типологических видов» (Скворцов, 2005 : 141). Географическая определенность такого вида — реальное отражение истории его становления, «адаптивной радиации» (Камелин, 1973 : 8). Одновременно приведенные данные демонстрируют, что структура надорганизменного уровня манжеток качественно отличается от ситуации, свойственной ряду представителей сем. *Asteraceae* (Кашин, 2005), несмотря на факультативность апомиксиса у обеих групп. Объяснение этому, вероятно, следует искать в других факторах, интегрирующих вид, более значимых в этом явлении, чем характеристики системы размножения. Отмеченное явление показывает, что вид у апомиктических манжеток — есть некая надорганизменная целостность, внутренняя структура которой хотя и должна принципиально отличаться от популяционной структуры амфимиктов, но сам факт процесса исторического становления подобного вида-апомикта и его географическая определенность (Комаров, 1945) не должны рассматриваться как нечто менее естественное, чем историческое становление вида-амфимикта.

Необходимо отметить, что наличие географической, т. е. пространственной и временнóй определенности, экологической специфики у видов манжеток свидетельствует о приложимости морфолого-географического метода к систематике этой группы. Это доказывает и принципиальную важность того, что методологические и методические возможности морфолого-географического метода существенно шире рамок, в которые ставит его «популяционная концепция вида» (Скворцов, 2005 : 138); и обратно — это свидетельствует о том, что последняя не вбирает в себя всего многообразия природных явлений, которые доступны для изучения и теоретического осмысления морфолого-географическим методом.

В приложении к систематике данного рода можно утверждать, что картина видового разнообразия манжеток в Поволжье может существенно отличаться от описанной к настоящему времени, и, в частности, «уклоняющиеся» формы, регулярно обнаруживаемые на территории Средней России, не могут трактоваться исключительно как возникающие в результате межвидовых скрещиваний, осуществляющихся в настоящее время (хотя полностью исключать роль этого явления нельзя). Скорее всего, обнаружение их является следствием описанных выше далеко не частых, дискретных во времени периодов интенсивного видообразования, требующих для своего успешного прохождения одновременного сочетания ряда довольно жестких условий. Таким образом, такие «аберранты» могут являться представителями не описанных к настоящему моменту эндемичных для территории Восточной Европы видов. Плодотворной может быть работа в направлении описания их многообразия с точки зрения морфолого-географического метода, именно в плане выявления упомянутых выше структурных компонентов ареалов описываемых видов, в частности важнейшего — центра относительного обилия вида. Причем можно со значительной долей уверенности утверждать, что «центры» будут приурочены к участкам флювиогляциальной активности, обозначенным на геологических картах. Локализацию «центра» конкретного вида можно базировать на его находках, сопоставляя их (и их частоту) с предполагаемыми структурными элемен-

тами ареала (зонами А, В, С), памятуя, что зона А расположена вблизи сосредоточения флювиогляциальных наносов на породах супесчаного, суглинистого и глинистого состава, ближайшего к территории с максимальным количеством находок вида.

Представленные флорогенетические реконструкции, носящие лишь предварительный характер «рабочей гипотезы», тем не менее позволяют надеяться, что манжетки могут стать весьма перспективным «проявляющим родом» в смысле В. Л. Комарова (Камелин, 1973), по крайней мере для изучения флоры относительно геологически молодой поверхности Восточной Европы, особенно в тех случаях, когда использование в этом качестве более медленно эволюирующих амфимиктических родов (Кашин, Куприянов, 1993) ограничено.

Благодарности

Выражаем сердечную признательность А. А. Нотову и К. П. Глазуновой за внимание, теплый прием и помощь в поиске литературных источников, И. Л. Мининзону за всестороннюю помощь и поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. Сосудистые растения флоры Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1989. 157 с.

Аверкиев Д. С. История развития растительного покрова Горьковской области и ее ботанико-географическое деление // Уч. зап. Горьк. гос. ун-та. 1954. Вып. 25. С. 119—136.

Антропоген Южного Урала. М., 1965. 273 с.

Асеев А. А. Палеогеография долины средней и нижней Оки в четвертичный период. М., 1959. 202 с.

Асеев А. А. Древние материковые оледенения Европы. М., 1974. 306 с.

Боярская Т. Д. Растительность СССР во время максимального оледенения и в мгинскую межледниковую эпоху // Палеогеография четвертичного периода. М., 1965. С. 19—35.

Вальтер Г., Алехин В. Основы ботанической географии. М.; Л., 1936. 567 с.

Вигдорчик М. Е., Малаховский Д. Б., Саммет Э. Ю. О стратиграфии четвертичных отложений Северо-Запада Русской равнины // Вопросы стратиграфии четвертичных отложений Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1962. С. 5—39.

Глазунова К. П. О возможности применения теории агамно-полового комплекса к систематике покрытосеменных растений (на примере рода *Alchemilla* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 5. С. 129—139.

Глазунова К. П. Образование зародышевых мешков у агамных видов манжетки (*Alchemilla* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92. Вып. 5. С. 96—109.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 284 с.

Грант В. Видообразование у растений / Пер. с англ. М., 1984. 528 с.

Гричук В. П. Растительность Русской равнины в нижне- и верхнечетвертичное время // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1950. Вып. 46. С. 5—202.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / Пер. с англ. М., 1988. 128 с.

Завадский К. М. Учение о виде. Л., 1961. 255 с.

Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 1. С. 23—33.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 359 с.

Камелин Р. В., Овеснов С. А., Шилова С. И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь, 1999. 83 с.

Кашин А. С. Гаметофитный апомиксис: анализ причин и последствий реализаций у цветковых [Электронный ресурс] : На примере популяций некоторых видов *Asteraceae.* Дис. … д-ра биол. наук: 03.00.05. — М.: РГБ, 2005. http://diss.rsl.ru/diss/05/0472/050472010.pdf

Кашин А. С., Куприянов П. Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений: онто- и филогенетические аспекты проблемы. Саратов, 1993. 196 с.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений // В. Л. Комаров. Избранные сочинения. М.; Л., 1945. С. 123—374.

Культиасов И. М., Павлов В. Н. История систематики и методы (источники) филогении покрытосеменных растений. М., 1972. 108 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция / Пер. с англ. М., 1974. 460 с.

Попов М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники / Под ред. В. Н. Сукачева. М.; Л., 1950. Т. 1. С. 70—108.

Попов М. Г. Филогенетика, флорогенетика, флорография, систематика. Киев, 1983. Ч. 1. 280 с.

Почвенно-геологические условия Нечерноземья. М., 1984. 608 с.

Равнины европейской части СССР. М., 1974. 255 с.

Решетникова Н. М., Урбанавичуте С. П. Сосудистые растения Керженского заповедника (аннотированный список видов). М., 2000. 67 с.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л., 1948. 527 с.

Скворцов А. К. Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики (избранные статьи). М., 2005. 293 с.

Тихомиров В. Н. Alchemilla L. — Манжетка // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., испр. и доп. Л., 1964. С. 121—132.

Тихомиров В. Н. Манжетки Московской области (Систематический обзор) // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Отд. биол. М., 1969. Вып. 13. С. 98—151.

Тихомиров В. Н. Alchemilla L. — Манжетка // Конспект флоры Рязанской Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1975. С. 170—174.

Тихомиров В. Н. Alchemilla L. — Манжетка // Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л., 1976. Т. 3. С. 134—145.

Тихомиров В. Н. Alchemilla L. — Манжетка // Определитель растений Мещеры / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. Ч. 1. С. 170—174.

Тихомиров В. Н. Некоторые новые и редкие для средней полосы европейской части СССР виды растений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1990. № 1. С. 88—96.

Тихомиров В. Н. Новый вид и обзор манжеток (*Alchemilla* L.) флоры Мордовии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101. Вып. 5. С. 81—86.

Тихомиров В. Н. Краткий обзор системы рода *Alchemilla* L. (*Rosaceae*) во флоре Восточной Европы (бывшая европейская часть СССР) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 2. С. 59—63.

Тихомиров В. Н. Род Манжетка — *Alchemilla* L. // Флора Восточной Европы / Отв. ред. и ред. тома Н. Н. Цвелёв. СПб., 2001. Т. 10. С. 470—531.

Тихомиров В. Н., Губанов И. А., Новиков В. С. и др. Новые данные о флоре Владимирской области // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1973. № 1. С. 60—66.

Тихомиров В. Н., Силаева Т. Б. Конспект флоры Мордовского Присурья. М., 1990. 82 с.

Тихомиров В. Н., Глазунова К. П. Alchemilla L. — Манжетка // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд., испр. и доп. М., 2006. С. 306—313.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А. И. Теоретические проблемы изучения флоры Арктики // А. И. Толмачев. Методы сравнительной флористики и проблема флорогенеза. Новосибирск, 1986. С. 120—131.

Филимонова Т. В. Род *Alchemilla* L. во флоре Мурманской области // Матер. Междунар. науч. конф., посвященной 200-летию Казанской ботанической школы, Казань, 23—27 янв. 2006 года. Казань, 2006. С. 187—190.

Цвелёв Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М.; СПб., 2005. 407 с.

Чкалов А. В. Ценотические особенности манжеток (*Alchemilla* L.): анализ спектров исторических свит Г. М. Зозулина // Биология: теория, практика, эксперимент. Саранск, 2008. Т. 2. С. 139—140.

Чкалов А. В., Воротников В. П. Манжетки (*Alchemilla* L.) окрестностей биостанции ННГУ // Флористические исследования в Средней России, Тверь, 15—16 апр. 2006 г. М., 2006. С. 174—176.

Юзепчук С. В. Alchemilla L. — Манжетка // Флора СССР / Под ред. В. Л. Комарова. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 289—410.

Юзепчук С. В. A. sarmatica Juz. // Список растений гербария флоры СССР. М.; Л., 1957. С. 53—54.

Юзепчук С. В. Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и ее отражение во «Флоре СССР» // Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958. Т. 1. С. 130—204.

Юзепчук С. В. Новые манжетки востока европейской части СССР // Бот. матер. герб. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1951. Т. 14. С. 144—185.

Юзепчук С. В. Новые манжетки европейской части СССР, Сибири и Средней Азии // Бот. матер. герб. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. 1954. Т. 16. С. 133—183.

Fröhner S. Alchemilla L. // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2 ed. Berlin; Wien, 1995. B. 4. T. 2B. S. 13—242.

Fröhner S. Kritik an der europäischen *Alchemilla*-Taxonomie // Feddes Rep. 1975. Bd 86. N 3. S. 119—169.

Fröhner S. Zur infragenerische Gliederung der Gattung *Alchemilla* L. in Eurasien // Gleditschia. 1986. Bd 14. N 1. S. 3—49.

SUMMARY

This article raises the questions of formation of the *Alchemilla*-species flora in the Central Russia. The principal role of the Pleistocene glaciations as the most important factor caused both the specific traits of migrant fraction and the structure of autochthon part of the flora is accentuated. We have distinguished several florogenetic groups of *Alchemilla* species with the same origin, time or mode of migration. Also we have noted the role of periglacial zone as a latitudinal and meridional route of species migration. The investigation of some endemic species distribution (*A. substrigosa, A. leiophylla, A. litwinowii*) has made it possible to put forward the hypothesis about significance of fluvioglacial accumulation zone as a local area of *Alchemilla* speciation of the Pleistocene age. The «fluvioglacial» hypothesis maintains viewpoint of discrete, phased (contrary to an idea about incessant one, having been continuing at present) hybridogenous *Alchemilla* speciation in the plains. Thus close interrelation is proved between glaciations aftereffects and spatio-temporal features of speciation events. Possibly, the use of the genus *Alchemilla* as a «revealed genus» (from the point of view of V. L. Komarov) has good prospects for such geologically young territory as Central Russia. Though all these conclusions are tentative, such «working hypothesis» is applicable for further floristic and systematic study of *Alchemilla* species.

УДК 581.8-582.89 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© А. А. Кашина,[1] А. А. Оскольский[2]

ДИАГНОСТИКА *MYRICA GALE* И *M. TOMENTOSA* (*MYRICACEAE*) НА ОСНОВЕ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

A. A. KASHINA, A. A. OSKOLSKI. DIAGNOSTICS OF *MYRICA GALE* AND *M. TOMENTOSA* (*MYRICACEAE*) ON THE BASIS OF THEIR ANATOMICAL CHARACTERS

[1] Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14
E-mail: anakashina@yandex.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: oskolski@yandex.ru
Поступила 15.05.2008
Окончательный вариант получен 04.08.2008

Исследовано строение коры, листа и плода *Myrica gale* и *M. tomentosa*. Оба вида очень сходны между собой по анатомическим признакам, но *M. gale* отличается от *M. tomentosa* наличием мелких железок и меньшим количеством волосков на эпидерме листа. Полученные результаты подтверждают самостоятельность вида *M. tomentosa*. Рекомендованы диагностические признаки, которые могут быть использованы для идентификации растительного сырья *M. gale*.
Ключевые слова: *Myricaceae*, *Myrica gale*, *M. tomentosa*, кора, вторичная флоэма, трихомы, лист, плод, анатомия, диагностика.

Сем. *Myricaceae* насчитывает около 50 видов, распространенных практически по всему земному шару. Подавляющее большинство этих видов входит в состав рода *Myrica* L., наряду с которым к семейству принадлежат два монотипных рода — *Comptonia* L'Hérit., встречающийся в восточных штатах США, и *Canacomyrica* Guill. — эндемик Новой Каледонии (Жилин, 1980). Во флоре России и сопредельных стран *Myricaceae* представлены лишь двумя близкими видами — восковницей обыкновенной *M. gale* L. и восковницей опушенной *M. tomentosa* (C. DC.) Ascher. et Craebn. (Черепанов, 1995), причем таксономический статус второго вида остается дискуссионным.

Для *M. gale* характерен почти циркумбореальный ареал: растение распространено в странах Северной и Западной Европы, США, Канаде, на северо-западе Рос-

сии (Burges, 1964; Bornstein, 1997), на приморских заболоченных лугах, торфяных болотах, по берегам зарастающих водоемов. *M. tomentosa* же встречается в сходных биотопах на Дальнем Востоке России (Приморье, Приамурье, Охотия, Камчатка, Сахалин, Курильские острова), в Северной Японии (острова Хоккайдо, Хонсю), Северной Корее, США (Аляска, о-в Ситка) (Ворошилов, 1982; Харкевич, 1987).

Оба вида *Myrica* — двудомные листопадные кустарники высотой до 1.5 м, с темно-коричневыми, густо олиственными ветвями. Листья у них очередные, продолговато-обратнояйцевидные, кожистые, покрыты многочисленными золотистыми точечными железками. Цветки расположены по одному в пазухе особой кроющей чешуи. Мужской цветок состоит из 4 тычинок, сросшихся при основании, а женский — из пестика, образованного 2 (реже 3) плодолистиками. Завязь верхняя, одногнездная, с одним базальным семязачатком. Цветут *M. gale* и *M. tomentosa* до распускания листьев; их сережковидные соцветия находятся на побегах предыдущего года (Жилин, 1980; Харкевич, 1987). На корнях *M. gale* имеются азотфиксирующие клубеньки, в которых поселяются актиномицеты (Clawson, Benson, 1999).

Два вида восковниц очень сходны между собой. Диагностическим признаком, по которому *M. tomentosa* отличается от *M. gale*, служит лишь сильное опушение листьев и молодых побегов у первого вида (Кузенева, 1936). Видовая самостоятельность *M. tomentosa* (Ascherson, Graebner, 1910) признается не всеми систематиками: нередко этот таксон рассматривается в составе *M. gale* как его подвид *M. gale* subsp. *tomentosa* (C. DC.) E. Murray или разновидность *M. gale* var. *tomentosa* C. DC. Для уточнения таксономического статуса *M. tomentosa* большой интерес могут представлять дополнительные данные об анатомическом строении вегетативных и генеративных органов обоих видов.

Побеги *M. tomentosa* использовались коренным населением Дальнего Востока России в качестве ранозаживляющего средства, листья — при чесотке и других кожных заболеваниях (Растительные.., 1984). Более широкий спектр фармакологического действия установлен для *M. gale*. Этот вид издавна применялся в народной медицине стран Европы и Северной Америки при дизентерии, кожных заболеваниях, ревматизме, как диуретическое, инсектицидное средство (Растительные.., 1984; Moerman, 1986; Simpson et al., 1996). Для флавоноидов (С-метилированные дигидрохалконы), выделенных из растения, установлено наличие противомикробного действия и сильных антиоксидантных свойств (Malterud, Faegry, 1982; Mathiesen et al., 1995). Сообщается о репеллентной, антигрибковой активности эфирного масла, содержащегося в растении (Simpson et al., 1996; Stuart, 1998), а также о его противораковом действии на клетки карциномы и аденокарциномы в эксперименте (Sylvestre et al., 2005). Широкий спектр биологической активности делает *M. gale* перспективным для использования в фармацевтической практике. Выявление диагностических анатомических признаков растения в этом случае необходимо для определения подлинности сырья.

Цель настоящей работы — изучение анатомического строения коры, листьев и плодов *M. gale* и *M. tomentosa* для решения вопросов систематики этих видов и возможной диагностики лекарственного растительного сырья на основе *M. gale*.

Имеющиеся в литературе данные по анатомии вегетативных и генеративных органов восковниц (в том числе *M. gale*) весьма скудны, а для *M. tomentosa* они полностью отсутствуют (об этом виде лишь кратко упоминает П. И. Дорофеев (1966) в своей работе по карпологии третичных *Myricaceae*, указывая, что его плоды несколько напоминают плоды *Comptonia*).

Самой обстоятельной сводкой по анатомии и морфологии *Myricaceae* до настоящего времени остается монография A. Chevalier (1901), содержащая ряд важных

сведений о строении стебля, листа, цветка и плода *M. gale*. Отдельные данные по анатомии вегетативных органов этого вида приводятся также у R. Metcalfe и L. Chalk (1950). Структура древесины *M. gale* исследована P. Greguss (1959) и S. Carlquist (2002); в последней работе приводится также и краткое описание коры восковницы обыкновенной. Некоторые микроморфологические характеристики эпидермы листьев, трихом и пыльцы *M. gale* даны M. Chourey (1974) и D. Ferguson (1998). Морфология цветка *M. gale* и некоторых других *Myricaceae* подробно исследована A. D. Macdonald (Macdonald, Sattler, 1973; Macdonald, 1977, 1989). Описание анатомического строения и развития пестичного цветка этого вида сделано В. В. Вихиревой (1957). Поверхность листьев и плодов *M. gale* и *M. tomentosa* покрыта многочисленными железками, строение которых остается недостаточно изученным. Подробное описание строения и развития листовых железок у другого вида *Myricaceae* — *Comptonia peregrina* — дано в работе J. Bell и J. Curtis (1985), четкие снимки железок *Myrica pensylvanica* и *C. peregrina* приводят E. Wollenweber с соавт. (1985).

Материал и методика

Листья, стебли и плоды *M. gale* собраны в окрестностях С.-Петербурга (пос. Лахта), листья и стебли *M. tomentosa* — в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Материал по *M. tomentosa* был также взят из гербария БИН РАН (LE) с образцов, собранных 13 IX 1969 г. А. П. Хохряковым у пос. Николаевка Елизовского р-на Камчатской обл. (молодой стебель), 10 VII 1957 г. неизвестным коллектором в Паратунской тундре Елизовского р-на Камчатской обл. (листья) и 16 IX 1954 г. Г. Г. Шухтиной на болоте Такое Долинского р-на Сахалинской обл. (плоды).

Фрагменты стеблей с корой были взяты у каждого растения непосредственно возле верхушек побегов и на многолетних участках, покрытых сформированной перидермой. Образцы коры, листьев и стеблей фиксировались в 70 %-м этиловом спирте. Поперечные, тангентальные и радиальные срезы коры были изготовлены с помощью замораживающего микротома. Фрагменты листьев и плоды заливались в парафин и с них делались поперечные (для плодов — также продольные) срезы. Все срезы окрашивались кризил-виолетом или сафранином с водным синим по стандартным методикам (Барыкина и др., 2000). Приготовленные таким образом препараты исследовали под световым микроскопом. Все измерения производили непосредственно на срезах с помощью калиброванного окуляр-микрометра. Кроме того, сухие фрагменты стеблей, листьев и плодов исследовались с помощью сканирующего электронного микроскопа JEOL; они подготавливались по стандартной методике с напылением золота.

Результаты

Строение стебля

Эпидерма *M. gale* образована одним слоем изодиаметрических клеток со слегка утолщенными наружными стенками; на ее поверхности встречаются простые одноклеточные волоски с бородавчатой поверхностью и мелкие железки на многоклеточных ножках (табл. I, *1*).

Клетки эпидермы *M. tomentosa* идентичны таковым у *M. gale*. Поверхность стебля *M. tomentosa* более густо покрыта простыми длинными одноклеточными бородавчатыми волосками. Кроме этого, на поверхности неодревесневшего стебля имеются многочисленные мелкие железки на многоклеточных ножках и крупные железки с многоклеточными головками (табл. I, *2*).

Строение коры

Анатомическое строение коры у обоих видов очень сходно. Перидерма у обоих видов закладывается субэпидермально. Феллема состоит из 4—10 слоев клеток со слегка утолщенными стенками, сильно уплощенных в радиальном направлении. Феллодерма образована 2—5 слоями радиально уплощенных тонкостенных клеток. На поперечном срезе у *M. gale* были заметны участки закладки последующей перидермы (табл. II, *2*).

Кортикальная колленхима пластинчатая, образует непрерывную тангентальную полосу шириной 2—4 слоев клеток. Тангентальный диаметр этих клеток 20—40 мкм. Между полосой кортикальной колленхимы и паренхимой наблюдается плавный переход. Кортикальная паренхима образована 7—10 слоями клеток. Клетки изодиаметрические или вытянуты в тангентальном направлении. Тангентальный диаметр клеток паренхимы составляет 25—40, радиальный — 10—30 мкм. В клетках паренхимы встречаются друзы, а у *M. gale* изредка и призматические кристаллы. У *M. tomentosa* друзы и скопления призматических кристаллов встречаются чаще, чем у *M. gale*.

В более старых частях растения происходит дилатация кортекса. Клетки дилатированной колленхимы и изредка паренхимы растягиваются в тангентальном направлении; некоторые из них делятся антиклинально, образуя тяжи из 3—5 клеток.

Волокна первичной флоэмы (табл. II, *1*) собраны в группы по 10—35 (*M. gale*) и 8—45 (*M. tomentosa*); группы волокон сильно вытянуты в тангентальном направлении и, как правило, соприкасаются между собой, образуя почти непрерывное кольцо шириной в 1—3 слоя. Стенки волокон умеренно толстые.

Вторичная флоэма состоит из ситовидных трубок, клеток-спутниц и осевой паренхимы. Ситовидные трубки диаметром 8—20 мкм, их длина составляет 150—460 мкм (средняя длина 310±18 мкм). Ситовидные пластинки сложные, с 4—22 ситовидными полями, расположенными на вертикальных или слегка скошенных концевых стенках. Осевая паренхима, сопровождающая ситовидные трубки в проводящем лубе, образована тяжами из 2—5 клеток и веретеновидными клетками с тонкими стенками.

В нефункционирующей вторичной флоэме клетки трансформируются в тяжи из кристаллоносных клеток, содержащих призматические кристаллы и кристаллический песок (*M. gale*), или в многочисленные клетки с друзами и призматическими кристаллами (*M. tomentosa*).

Лубяные лучи многочисленные (11—22 луча на мм) (табл. II, *3*), 1—5-рядные (1—4-рядные у *M. tomentosa*), состоят преимущественно из лежачих и квадратных клеток; стоячие клетки встречаются чаще в однорядных лучах. Однорядные окончания многорядных лучей короткие (1—2 слоя клеток). Дилатированные лучи (табл. II, *4*) расширены в результате тангентального растяжения и антиклинальных делений клеток; их ширина достигает 7 рядов клеток. В клетках дилатированных лучей встречаются друзы.

Поверхность листа покрыта восковым налетом, более обильным с нижней стороны. Эпидермальные клетки прямостенные. Трихомы представлены неветвящимися одноклеточными волосками с гладкой поверхностью, которые у *M. gale* расположены главным образом вдоль жилок и по краю листа (табл. I, *3*, *5*), более густо на нижней стороне, а у *M. tomentosa* — по всей поверхности листа (табл. I, *4*, *6*), и многочисленными крупными (около 100 мкм в диам.) железками с многоклеточной головкой на 1—4-клеточной ножке, а у *M. gale* — также мелкими железками (около 20 мкм в диам. головки) на 1—3-клеточной ножке. В основании волосков и железок *M. gale* иногда заметны розетки из 6—8 клеток, расположенных радиально. Устьица обоих видов энциклоцитного типа, окружены кольцом из 4—10 возвышающихся над эпидермой побочных клеток округлой формы, расположены только с нижней стороны листа (табл. I, *7*, *8*).

На поперечном срезе листа (рис. 1) главная жилка выступает с нижней стороны, выступ по форме полукруглый, его толщина примерно равна толщине пластинки. Поверхность над жилкой ровная, реже слегка извилистая. Клетки эпидермы в обла-

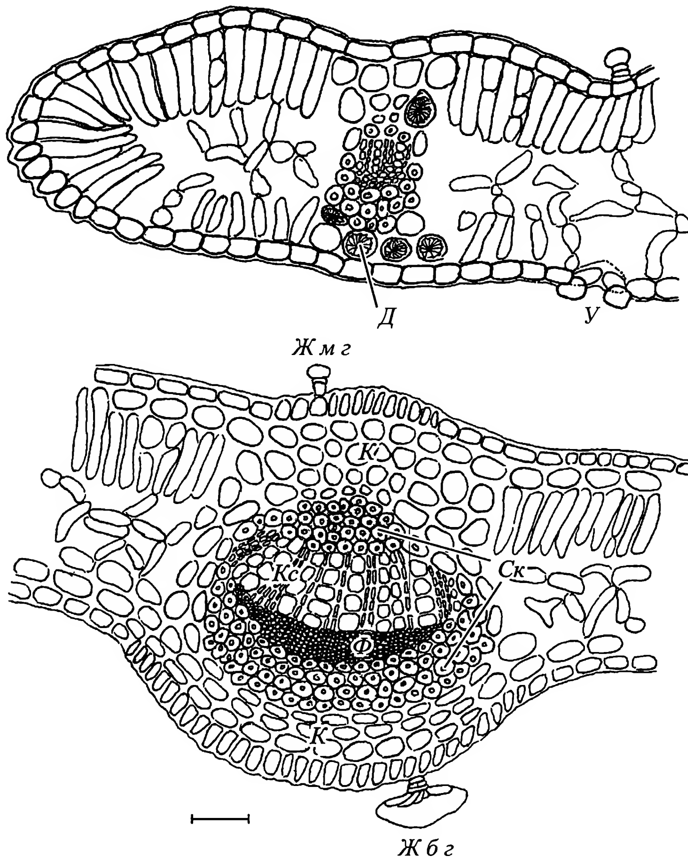


Рис. 1. Поперечный срез листа *Myrica gale*.

К — колленхима, *Ск* — склеренхима, *Кс* — ксилема, *Ф* — флоэма, *Ж м г* — железка с мелкой округлой головкой, *Ж б г* — железка с крупной многоклеточной головкой, *Д* — клетки с друзами, *У* — устьице. Масштабная линейка — 50 мкм.

сти центрального пучка столбчатые, с внешней стороны клетки несут полукруглые и сосочковидные папиллы.

Крупный проводящий пучок в центре листа состоит из 7—12 слоев флоэмы и 5—10 слоев почти радиально расположенной ксилемы. Склеренхима образует сплошную 5—7-рядную обкладку в нижней части проводящего пучка, 1—3-рядную — по его краям, 4—5-рядную — в верхней части проводящего пучка у *M. gale* и 3-рядную — у *M. tomentosa*. Колленхима расположена под эпидермой в 2—4 (6) рядов как с верхней, так и с нижней стороны листа.

Листовая пластинка тонкая (толщина 230—270 мкм). Кутикула тонкая, равномерная, 5— 8 мкм с верхней, 2—5 с нижней стороны листа. Эпидерма однослойная. Клетки эпидермы тонкостенные, изодиаметрические или слегка вытянутые. Клетки верхней эпидермы более плоские (толщина 10—20 мкм). Клетки нижней эпидермы толщиной 12—20 мкм.

Мезофилл дорсивентральный, дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму. Плотная палисадная паренхима состоит из одного ряда крупных клеток, вытянутых перпендикулярно к поверхности листа (их высота составляет 42—85 мкм, ширина — 7—12 мкм), и составляет около 1/3 ширины мезофилла. К нижней стороне иногда примыкает один ряд палисадных паренхимных клеток высотой 37—55 мкм, расположенных более рыхло. Губчатая ткань состоит из вытянутых, реже изодиаметрических клеток с крупными межклетниками.

В пластинке листа имеются мелкие проводящие пучки боковых жилок, состоящие из 2—4 слоев флоэмы и 4—6 слоев ксилемы и часто имеющие склеренхимную обкладку. Сверху и снизу пучков расположена колленхима в виде 1—2 рядов клеток.

В клетках колленхимы вблизи проводящих пучков встречаются крупные (диаметр 10—25 мкм) и более мелкие друзы и кристаллический песок. У *M. tomentosa* отмечены только друзы.

Строение плодов

M. gale и *M. tomentosa* очень сходны между собой по строению плода (рис. 2). У обоих видов плоды — сухие костянки длиной около 2—3 мм, плоские, широкояйцевидные, с 2 (3) крыловидными выростами (прицветнички, сросшиеся с завязью) по бокам. Поверхность плодов покрыта многочисленными крупными железками с шарообразными многоклеточными головками (диаметр 100—200 мкм), особенно обильными в пазухах крыловидных выростов.

Основание плода закругленное, верхушка сужена. На верхушке плода часто имеются остатки короткого столбика с двумя нитевидными рыльцами. Плоды собраны в соплодия, включающие 20—30 плодов.

Эпидерма однослойная, покрыта слоем кутикулы, состоит из квадратных, реже столбчатых клеток со слегка утолщенными клеточными стенками, высотой 17.5—25 мкм. По краям крыловидных выростов и в апикальной части плода клетки эпидермы несут конусообразные папиллы.

Экзокарпий, толщиной 25—50 мкм, состоит из 2—3 рядов округлых или тангентально вытянутых клеток (часто с темным содержимым), мезокарпий — из крупных паренхимных клеток с заметными межклетниками (20—30 рядов в области крыловидных выростов; 3—6 рядов в верхней части плода). Слой мезокарпия, примыкающий к эндокарпию, состоит из продольно вытянутых 1—5 рядов клеток, а ряд ближе к эндокарпию состоит из практически изодиаметрических клеток. В этом слое, особенно в базальной части плода *M. gale*, встречаются друзы (у *M. to-*

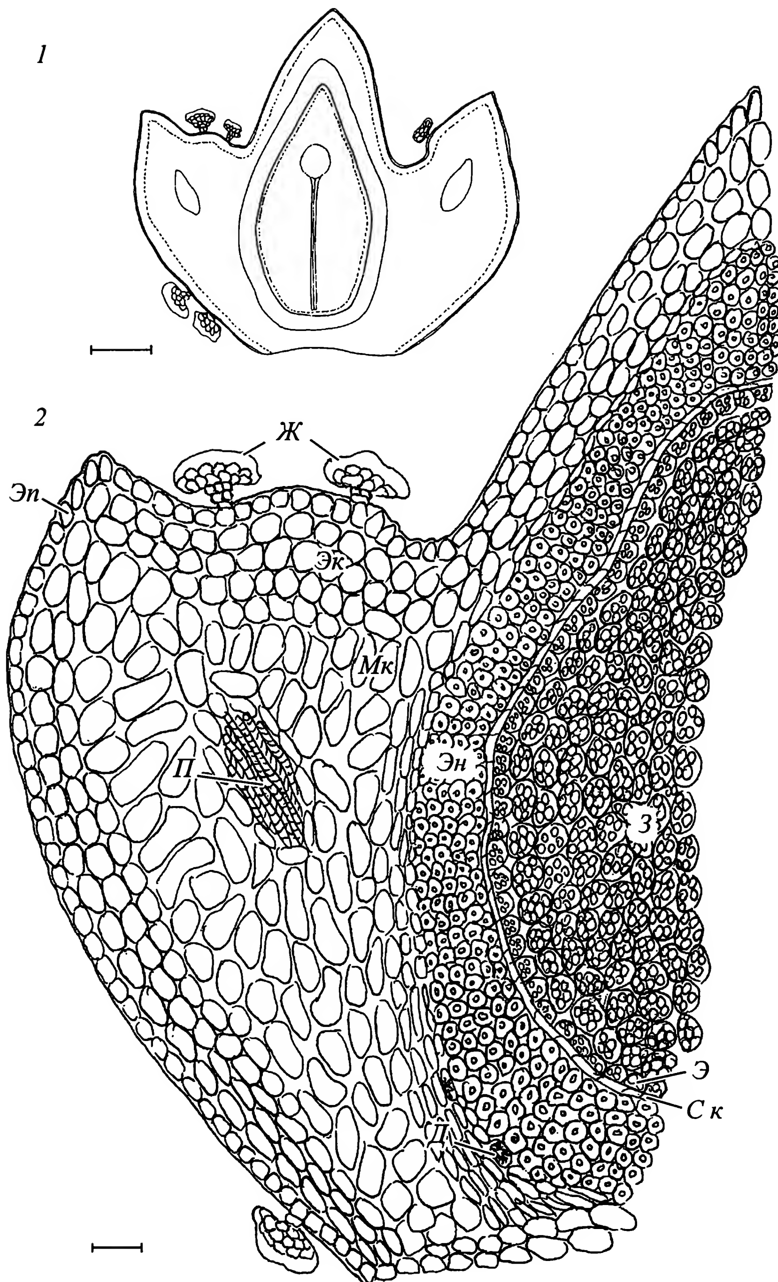


Рис. 2. Схематичное изображение и строение плода *Myrica gale* и *Myrica tomentosa*.

Ж — железки, *Эп* — эпидермис, *Эк* — экзокарпий, *Мк* — мезокарпий, *Эн* — эндокарпий, *Д* — клетки с друзами, *П* — проводящий пучок, *С к* — семенная кожура, *Э* — эндосперм, *З* — зародыш. Масштабные линейки, мкм : *1* — 150, *2* — 50.

mentosa друзы чаще расположены вблизи проводящих пучков крыловидных выростов).

Эндокарпий образован 6—10 слоями плотно примыкающих друг к другу изодиаметрических клеток с толстыми склерефицированными стенками (диаметр клеток 12.5—20 мкм). Слой эндокарпия составляет 75—80 мкм, в верхней и нижней части плода он более толстый, 125—200 мкм.

В центральной части крыловидных выростов расположено по одному проводящему пучку с 1—2-слойной обкладкой из более мелких клеток паренхимы.

Центральная часть плода паренхимная, без тенденции к облитерации, значительно более мелкоклеточная.

Семенная кожура склерефицирована, представлена одним слоем плотно примыкающих друг к другу клеток (ее толщина 12.5—25 мкм). Эндосперм однослойный (реже двухслойный). В центре семени расположен зародыш с двумя семядолями.

Обсуждение

M. gale и *M. tomentosa* очень сходны между собой по анатомическому строению коры, листа и плода. Различия между ними касаются лишь густоты и состава опушения на поверхности листьев и молодых побегов. Наши данные не только подтверждают, что листья у второго вида имеют более густое опушение, чем у первого (именно этот признак служит основным диагностическим отличием *M. tomentosa*, отраженным и в названии вида), но и позволяют выявить качественное различие в составе их трихом: на листьях *M. gale* присутствуют как крупные, так и мелкие железки, последние не найдены у *M. tomentosa*. Это различие может служить дополнительным свидетельством в пользу признания видовой самостоятельности *M. tomentosa* (Ascherson, Graebner, 1910).

Полученные нами результаты позволяют уточнить некоторые сведения по анатомии *M. gale*, приводимые в литературе. Так, согласно Chourey (1974), для этого вида характерны погруженные устьица. Мы обнаружили, однако, что замыкающие клетки у *M. gale* лежат на уровне остальных клеток эпидермы, побочные же клетки, расположенные вокруг них, отчетливо выступают над поверхностью листа (Metcalfe, Chalk, 1950), даже характеризуют их как папиллы. Таким образом, замыкающие клетки оказываются погруженными лишь относительно поверхности побочных клеток.

Metcalfe и Chalk (1950) указывают на то, что в составе эпидермы *M. gale* присутствуют секреторные клетки, а в палисадных клетках листа встречается кристаллический песок. Мы не можем подтвердить эти сведения: секреторные клетки в эпидерме нами не найдены, а кристаллический песок (наряду с крупными друзами) обнаружен лишь в субэпидермальной колленхиме.

Полученные данные позволяют выделить следующие микроскопические признаки для идентификации растительного сырья *M. gale*: прямостенные клетки эпидермы листа; устьица энциклоцитного типа (окруженные кольцом из 4—10 побочных клеток), расположенные только на нижней стороне листа; наличие на поверхности листа гладких одноклеточных волосков, основания которых окружены розетками из 6—8 клеток; железок с крупными многоклеточными головками на коротких ножках в составе эпидермиса листа и плода; мелких железок на коротких 1—3-клеточных ножках в составе эпидермиса листа и стебля; крупных друз оксалата кальция в колленхиме листа вблизи жилок; волосков с бородавчатой поверхностью в составе эпидермиса стебля; крупные группы волокон первичной

флоэмы, сливающиеся в почти непрерывное кольцо; наличие друз оксалата кальция в клетках паренхимы кортекса и дилатированных лучей; склерифицированный 6—10-слойный эндокарпий; наличие друз оксалата кальция в клетках мезокарпия, примыкающих к эндокарпию, и одиночных сосудистых пучков в крыловидных выростах плода.

Благодарности

Авторы искренне признательны Г. П. Яковлеву (СПХФА, С.-Петербург) за поддержку на всех этапах работы и Л. А. Карцевой (БИН РАН, С.-Петербург) за помощь в использовании сканирующего электронного микроскопа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2000. 128 с.

Вихирева В. В. Строение и развитие пестичного цветка восковницы обыкновенной — *Myrica gale* L. // Тр. БИН им. Комарова АН СССР. 1957. Вып. 4. Сер. 7. С. 270—287.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Дорофеев П. И. О плодах *Comptonia* из третичных отложений СССР // Доклады Академии наук СССР. 1966. Т. 167. № 4. С. 910—913.

Жилин С. Г. Семейство мириковые (*Myricaceae*) // Жизнь растений. В шести томах. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения под ред. акад. АН СССР А. Л. Тахтаджяна. С. 326— 329.

Кузенева О. И. Семейство Восковниковые — *Myricaceae* Lindl. // Флора СССР. Л., 1936. Т. 5. С 242—244.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae* — *Limoniaceae*. Л., 1984. 460 с.

Харкевич С. С. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1987. Т. 2. С 69—70.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Ascherson P., Graebner P. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. 1910. Vol. 4. P. 353.

Bell J. M., Curtis J. D. Development and ultrastructure of foliar glands of *Comptonia peregrina* (*Myricaceae*) // Bot. Gaz. 1985. Vol. 146. P. 228—292.

Bornstein A. J. Myricaceae // Flora of North America. 1997. Vol. 3. *Magnoliidae* and *Hamamelidae*. New York. P. 430—434.

Burges N. A. Myricaceae // Flora Europaea. Vol. 1. *Lycopodiaceae* to *Plantaginaceae*. Cambridge University Press, 1964. P. 56.

Carlquist S. Wood and bark anatomy of *Myricaceae*: relationships, generic definitions and ecological interpretations // Aliso. 2002. Vol. 21. N l. P. 7—29.

Chevalier A. J. B. Monographie des Myricacées: Anatomie et histologie, organographie, classification et description des espeéces, distribution géographique / Théses ... Fac. des sciences de Paris. Cherbourg, 1901. 257 p.

Chourey M. S. A study of the *Myricaceae* from Eocene sediments of southeastern North America // Palaeontografica B. 1974. Vol. 146. P. 88—153.

Clawson M. L., Benson D. R. Natural diversity of *Frankia* strains in actinorhizal root nodules from promiscuous hosts in the family *Myricaceae* // Appl. Environ. Microbiol. 1999. Vol. 65. N 10. P. 4521—4527.

Ferguson D. K. The contribution of micromorphology to the taxonomy and fossil record of the *Myricaceae* // Taxon. 1998. Vol. 47. P. 333—335.

Greguss P. Holzanatomie der europäischen Laubholzer und Straucher. Budapest, 1959. 332 p.

Macdonald A. D. Myricaceae: floral hypothesis for *Gale* and *Comptonia* // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. P. 2636—2651.

Macdonald A. D. The morphology and relationships of the *Myricaceae* / P. R. Crane, S. Blackmore. Evolution, systematics, and fossil history of the Hammamelidae. Vol. 2: 'Higher' *Hamamelidae*. Oxford, 1989. P. 147—165.

Macdonald A. D., Satter R. Floral development of *Myrica gale* L. and controversy over floral concepts // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 1965—1975.

Malterud K. E., Faegri A. Bacteriostatic and fungistatic activity of C-methylated dihydrochalcones from the fruits of *Myrica gale* L. // Acta Pharm. Suec. 1982. Vol. 19. N l. P. 43—46.

Mathiesen L., Malterud K. E., Sund R. B. Antioxidant activity of fruit exudate and C-methylated dihydrochalcones from *Myrica gale* // Planta Med. 1995. Vol. 61. N 6. P. 515—518.
Metcalfe R. S., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 2. 1500 p.
Moerman D. E. Medicinal plants of Native America. Vol. 1. Ann Arbor, 1986. 910 p.
Simpson M. J. A., MacIntosh D. F., Cloughley J. B., Stuart A. E. Past, present and future utilisation of *Myrica gale* (*Myricaceae*) // Econ. Bot. 1996. Vol. 50. N 1. P. 122—129.
Stuart A. E. The anti-fungal effect of oil distilled from the leaves of *Myrica gale* // Planta Medica. 1998. Vol. 64. N 4. P. 389.
Sylvestre M., Legault J., Dufour D., Pichette A. Chemical composition and anticancer activity of leaf essential oil of *Myrica gale* L. // Phytomedicine. 2005. Vol. 12. N 4. P. 299—304.
Wollenweber E., Kohorst G., Mann K., Bell J. M. Leaf gland flavonoids in *Comptonia peregrina* and *Myrica pensylvanica* (*Myricaceae*) // J. Pl. Physiol. 1985. Vol. 117. P. 423—430.

SUMMARY

The anatomical structure of bark, leaves and fruits of *Myrica gale* and *M. tomentosa* have been examined. Both species show very similar anatomical structure, but *M. gale* is distinctive from *M. tomentosa* by occurrence of small glandules and fewer hairs on the leaf epidermis. Our results confirm specific rank of *M. tomentosa*. Diagnostic features for identification of the *M. gale* plant material have been distinguished.

УДК 582.662 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© С. С. Беэр

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SALICORNIA* (*CHENOPODIACEAE*) НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ

S. S. BEER. MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *SALICORNIA* (*CHENOPODIACEAE*) ON THE WHITE SEA COAST

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра высших растений
119991 Москва, Воробьевы горы, 1, строение 12
Тел./Факс (495) 939-18-27
Email: salico@yandex.ru
Поступила 21.11.2007
Окончательный вариант получен 24.02.2009

Проведено исследование морфологической изменчивости двух видов *Salicornia* с побережья Белого моря — диплоидного *S. europaea* L. и тетраплоидного *S. pojarkovae*. Изучены отдельные количественные признаки и корреляции между ними; проведены дискриминантный анализ и анализ главных компонент. Характер морфологической изменчивости у двух изученных видов и наличие промежуточных морфотипов свидетельствуют о невозможности четкого разделения видов по морфологическим признакам, хотя молекулярные данные говорят об отсутствии близкого родства между ними.
Ключевые слова: изменчивость, таксономия, диплоиды, тетраплоиды, *Salicornia*, Белое море.

Представители рода *Salicornia* L. (*Chenopodiaceae*) широко распространены на южном и юго-западном побережье Белого моря. Характерными чертами солеросов являются галосуккулентность и почти полная редукция листовых пластинок, которая вместе с декуссатным листорасположением придает побегам членистое строение. Метамеры побегов *Salicornia* в описательной таксономической литературе принято называть сегментами или междоузлиями. Последнее название, на наш взгляд, не совсем корректно с морфологической точки зрения, поскольку до сих

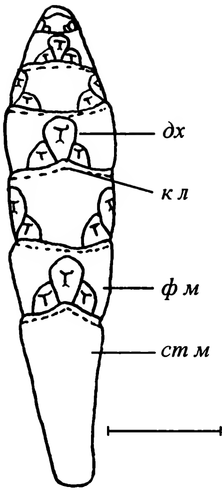


Рис. 1. Терминальная часть побега *Salicornia*.
дх — дихазий, *к л* — кроющий лист, *ст м* — стерильный метамер, *ф м* — фертильный метамер. Масштабная линейка — 5 мм.

пор нет единой точки зрения о морфологии листа *Salicornia*. В области соцветия в пазухах листьев формируются парциальные соцветия, представляющие собой трехцветковые дихазии (рис. 1). Фертильные (несущие пазушные дихазии) метамеры составляют открытые колосья из дихазиев (тирсы), расположенные на верхушке главного стебля и боковых веточек. Под ними располагаются стерильные метамеры, которые не несут соцветий.[1] Цветки имеют простой околоцветник, состоящий из 3—4 листочков, которые почти полностью срастаются друг с другом, оставляя лишь узкую щель, через которую выставляются (1—)2 тычинки и рыльца пестика.

Неудивительно, что благодаря своей специфической морфологии род *Salicornia* представляет большие трудности для систематиков, поскольку набор признаков, которые потенциально могли бы быть использованы для различения видов, очень ограничен. Даже те признаки, которые обычно используют в систематике рода, сильно изменчивы. Кроме того, гербарный материал *Salicornia* некоторые признаки отражает неадекватно.

Долгое время для побережья Белого моря указывали единственный вид солероса — *S. europaea* L. s. l. (=*S. herbacea* (L.) L.) (Ильин, 1936; Флора.., 1976). В настоящее время вид *S. eurapaea* L. (2n = 18) рассматривается обычно в узком смысле в составе группы диплоидных солеросов (Ball, 1964; Scott, 1977; Piirainen, 1991, 2001; Цвелёв, 1996). Согласно описанию, приведенному в определительном ключе Н. Н. Цвелёва (1996), для него характерно наличие 3—7 стерильных метамеров в главном стебле и 1—5 стерильных метамеров в боковых веточках, длина главного соцветия 1—4.5 см и отношение длины стерильной части побега к длине соцветия превышает 2.5 (обычно 5—20).

С побережья Кандалакшского залива Белого моря (пролива Великая Салма) был описан вид *S. pojarkovae* N. Semen. (Семенова-Тянь-Шанская, 1956), который был принят в основном отечественными авторами (Раменская, Андреева, 1982; Цвелёв, 1996). Согласно описанию Н. З. Семеновой-Тянь-Шанской, у представителей этого вида главный побег имеет 1—2 стерильных метамера и верхушечное соцветие из 12—17(23) метамеров при общей длине 5—7 (10) см. Семенова-Тянь-Шанская отмечает, что вид *S. pojarkovae* близок к западноевропейскому *S. dolichostachya* Moss. (2n = 36) и отличается от последнего меньшим числом фертильных и стерильных метамеров. Цвелёв (1996) приводит для *S. pojarkovae* несколько большее число стерильных метамеров (2—3) и добавляет, что отношение длин стерильной и фертильной частей побега не превышает 1.5. Определение числа хромосом у *S. pojarkovae* показало, что вид является тетраплоидом (2n = 36) (Зосимович, 1965).

---

[1] В наиболее широко распространенной трактовке метамер побега состоит из листа, его пазушной почки и нижележащего междоузлия. Соглашаясь с целесообразностью такой трактовки понятия «метамер», мы тем не менее принимаем для описания морфологии *Salicornia* термин «метамер» в морфологически нестрогой форме, которая используется во всей известной нам описательной литературе по этому роду и включаем в него междоузлие, лежащее выше, а не ниже узла.

Не все авторы признают целесообразность выделения *S. pojarkovae* N. Semen. в отдельный вид. Так, M. Piirainen (1991, 2001) предлагает рассматривать *S. pojarkovae* в качестве подвида *S. dolichostachya* (*S. dolichostachya* subsp. *pojarkovae* (N. Semen.) Piirainen), W. Ball и Y. R. Akeroyd (1993) и вовсе относят *S. pojarkovae* к синонимам *S. dolichostachya* Moss. Тем не менее авторы подчеркивают принадлежность этого таксона к тетраплоидной группе, четко отделяя его от диплоидного *S. europaea*. В. Г. Сергиенко (1980) предложил другую комбинацию: *Salicornia herbacea* subsp. *pojarkovae* (N. Semen.) V. Sergienko, не считая, по-видимому, нужным разграничивать диплоиды и тетраплоиды в ранге видов. Д. Д. Соколов и В. Р. Филин (1996) для окрестностей Беломорской биостанции МГУ (Кандалакшский залив Белого моря, пролив Великая Салма) приводят *S. europaea* L. s.l. Авторы выражают сомнение в самостоятельности вида *S. pojarkovae*, который был описан именно из этих мест. В. Э. Скворцов (2000) пишет, что виды *S. europaea* и *S. pojarkovae* различаются только по количественным признакам и граница между этими видами проведена искусственно. Для Соловецкого архипелага (Киселева и др., 2005) также указывается один вид (*S. europaea*), при этом на иллюстрациях приводятся наряду с *S. europaea* s. str. растения, которые можно отнести к *S. pojarkovae*, а также морфологически промежуточные формы.

ТАБЛИЦА 1

Признаки, наиболее часто используемые для деления диплоидных и тетраплоидных солеросов (по данным разных авторов)

Группа	Диплоидные солеросы (в том числе *S. europaea*)	Тетраплоидные солеросы (в том числе *S. pojarkovae*)
Длина пыльников, мм	0.3—0.5 (Ball, Brown, 1970)	(0.5)—0.6—0.9 (Ball, Brown, 1970)
	< 0.6 (Scott, 1977)	> 0.6 (Scott, 1977)
	< 0.2 (Johansen, Elven, 1979)	0.2—0.5 (Johansen, Elven, 1979)
	0.2—0.5 (Rothmaler, 1994)	0.6—1.0 (Rothmaler, 1994)
	0.2—0.5 (—0.6) (Stace, 1997)	(0.5—) 0.6—0.9 (Stace, 1997)
	0.25—0.4 (—0.45) (Piirainen, 2001)	0.4—0.5 (Piirainen, 2001)
Число фертильных метамеров	4—6—(8) (Семенова-Тянь-Шанская, 1956)	12—17(23) (Семенова-Тянь-Шанская, 1956)
	(2)—5—9—(16) (Ball, Brown, 1970)	(7)—12—25—(30) (Ball, Brown, 1970)
	3—12 (—22) (Johansen, Elven, 1979)	5—25 (Johansen, Elven, 1979)
	3—13 (—18) (Piirainen, 2001)	5—25 (Piirainen, 2001)
Длина главного соцветия, см	1—2 (Семенова-Тянь-Шанская, 1956)	5—7 (10) (Семенова-Тянь-Шанская, 1956)
	1—4 (5) (Rothmaler, 1994)	(3—)5—12 (—20) (Rothmaler, 1994)
	1—4, 5 (Цвелёв, 1996)	3—10 (—15) (Цвелёв, 1996)
	1, 5—4 (—7) (Piirainen, 2001)	3—13 (Piirainen, 2001)
Число стерильных метамеров	3—4 (Семенова-Тянь-Шанская, 1956)	1—2 (Семенова-Тянь-Шанская, 1956)
	3—7 (Цвелёв, 1996)	2—3 (Цвелёв, 1996)
	—	0—2 (—4) (Piirainen, 2001)
Отношение длины фертильной части побега к стерильной	≤ 0.4 (Цвелёв, 1996)	≥ 0.67 (Цвелёв, 1996)
Отношение числа фертильных метамеров к числу стерильных	0.25—0.6 (Dalby, 1962)	0.5—3 (Dalby, 1962)
Ширина фертильного сегмента, мм	2—4.5 (Ball, Brown, 1970)	3—6 (Ball, Brown, 1970)
	2.8—4 (Piirainen, 2001)	3.7—5.1 (Piirainen, 2001)

Таким образом, существует трудность в разделении двух обсуждаемых видов. Решить подобную проблему для западноевропейских видов (в том числе для *S. europaea* и близкого к *S. pojarkovae* вида *S. dolichostachya*), используя статистические методы оценки внутривидовой и межвидовой изменчивости, неоднократно пытались европейские исследователи (Dalby, 1962; Ball, Brown, 1970; Ingrouille, Pearson, 1987; Ingrouille et al., 1990). В табл. 1 приведены признаки, которые часто используются авторами для различения диплоидных и тетраплоидных солеросов.

Данное исследование посвящено изучению внутривидовой и межвидовой изменчивости солеросов, обитающих на севере Европейской России. В наши задачи входила также оценка диагностической значимости часто употребляемых в систематике *Salicornia* признаков и установление корреляций между ними.

Материал и методика

Материал был собран в июле 2002 г. и в июле—августе 2003 г. из семи популяций на побережье Кандалакшского залива Белого моря в Карелии и Мурманской обл. сосредоточенных вблизи locus classicus *S. pojarkovae*, а также, для сравнения, из одной популяции в окрестностях Архангельска (табл. 2). При сборе материала старались брать образцы примерно через одинаковые расстояния. Растения собирали целиком, фиксировали и хранили в 70°-м спирте. Измерения проводили, таким образом, на спиртовом материале. Всего было изучено 242 образца.

Собранные образцы определяли, используя ключи, приводимые Цвелёвым (1996), Семеновой-Тянь-Шанской (1956), и данные по длине пыльников, приведенные M. Piirainen (2001). Кроме того, мы сравнивали наши образцы с типовыми (изображение типового образца *S. europaea* доступно на Интернет-сайте www.nhm.ac.uk/botany/linnean; типовой образец *S. pojarkovae* изучен в гербарии LE).

Количественные признаки для статистического анализа выбирали, основываясь на литературных данных и собственных сложившихся в ходе полевых сборов представлениях о морфологической изменчивости признаков у *Salicornia.* Всего мы включили в анализ десять признаков: 1) Длина пыльника. Измеряли с точностью до 0.1 мм зрелые, но еще не вскрывшиеся пыльники, по 3—5 пыльников с растения, и подсчитывали среднее значение. 2) Длина главного соцветия. Измеряли длину соцветия (терминального колоса из дихазиев) от основания нижнего фертильного метамера главной оси. 3) Длина бокового колоса из дихазиев. Измеряли длину колоса из дихазиев самой длинной неразветвленной оси второго порядка. 4) Толщина главного стебля. Измеряли наибольшую ширину фертильного метамера в области главного соцветия. Как правило, наибольшей шириной обладает первый или второй снизу фертильный метамер. 5) Число сформированных фертильных метамеров в главном соцветии. Несмотря на то что число метамеров соцветия, очевидно, должно быть скоррелировано с его длиной, эти признаки учитывали отдельно, так как оба они традиционно используются в определительных ключах. Длина соцветия может зависеть не только от числа метамеров, но и от их длины. 6) Число стерильных метамеров в главном стебле, без учета гипокотиля. 7) Порядок ветвления вегетативных осей. 8) Длина стерильной части главного побега. Измеряли расстояние от корневой шейки до первого фертильного метамера главного побега (побега первого порядка). 9) Отношение длины главного соцветия

ТАБЛИЦА 2

Данные об исследованных популяциях

Номер популяции	Место и дата сбора	ФИО коллекторов	Описание местообитания	Количество изученных образцов
1	Мурманская обл., Кандалакшский р-н, Кандалакшский гос. заповедник, окрестности ж.-д. ст. Пояконда, о-в Городецкий на Белом море. 15 июля 2003 г.	Соколов Д. Д.	Литораль	30
2	Карелия, Лоухский р-н, окрестности ж.-д. ст. Пояконда, ББС МГУ (п-ов Киндо, пролив Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря), губа Лапшагинская. 16 июля 2002 г.	Панкова С. С.,* Соколов Д. Д.	Илистая литораль	30
3	Карелия, Лоухский р-н, окрестности ББС МГУ, между Черными щелями и Ермолинской губой. 23 августа 2003 г.	Панкова С. С.	Илисто-песчаная литораль	32
4	Карелия, Лоухский р-н, окрестности ж.-д. ст. Пояконда, о-в Монастырский на Белом море. 20 августа 2003 г.	Тот же	То же	30
5	Карелия, Лоухский р-н, окрестности ББС МГУ, губа Кислая Белого моря. 22 августа 2003 г.	» »	Песчаная литораль	30
6	Мурманская обл., Кандалакшский р-н, окрестности ж.-д. ст. Пояконда, Кандалакшский гос. заповедник, о-в Великий на Белом море, п-ов Еремеевский. 17 июля 2003 г.	Соколов Д. Д., Абрамова Л. И., Волкова П. А., Ремизова М. В.	То же	30
7	Карелия, Лоухский р-н, окрестности д. Черная Река, губа Грязная Белого моря. 17 июля 2002 г.	Панкова С. С.	Илистая литораль	30
8	Архангельская обл., Приморский р-н, пос. Пертоменск. Побережье Белого моря, песчаная коса. 17 августа 2003 г.	Захарова Е. А.	То же	30

Примечание. *Панкова С. С. ≡ Беэр С. С.

(фертильной части главного побега) к длине стерильной части главного побега. 10) Высота растения. Измеряли расстояние от корневой шейки до верхушки главного соцветия.

Математическую обработку полученных количественных признаков проводили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0. Для анализа применяли как одномерные, так и многомерные методы. Для каждого признака вычислены значения выборочного среднего и его ошибки, минимальные и максимальные значения. Сравнение средних значений каждого признака проводили в рамках дисперсионного анализа по методу Тьюки для выборок неравного размера. Для того чтобы получить картины разброса наших образцов по совокупности всех количественных признаков и определить признаки, наиболее важные для различения полученных групп, использовали пошаговый алгоритм дискриминантного анализа (с параметрами F to enter = 4.0, F to remove = 3.9) по методу канонических переменных и факторный анализ с экстракцией факторов по методу главных компонент (Афифи, Эйзен, 1982). Для установления корреляций между признаками с помощью дискриминантного анализа получали общую и объединенную межгрупповую матрицы корреляций, которые затем сравнивали между собой.

Результаты и обсуждение

Результаты определения наших образцов свидетельствуют о том, что *S. pojarkovae* (см. таблицу-вклейку, *а—в*) и *S. europaea* (см. таблицу-вклейку, *е, ж*) обычно формируют смешанные популяции (табл. 3), в которых преобладает *S. pojarkovae.* Популяция № 4 состоит только из *S. pojarkovae.* Возможно, это связано с тем, что популяция обитает на небольшом острове, хотя другая «островная» популяция № 1 тоже является смешанной.

Далеко не все собранные образцы удалось однозначно определить, используя указанные выше ключи. Такие растения мы будем ниже условно называть промежуточными морфотипами, поскольку некоторые признаки этих растений были промежуточными между характеристиками *S. pojarovae* и *S. europaea*, а иногда признаки двух видов мозаично сочетались (см. таблицу-вклейку, *г, д*). В отдельных случаях доля таких образцов доходила до 50—60 % (табл. 3).

На рис. 2 приведен результат дискриминантного анализа, проведенного по 10 количественным признакам, — двумерная диаграмма разброса, построенная в осях первой и второй канонических переменных. Из рис. 2 видно, что образцы, определенные как *S. pojarkovae* и *S. europaea,* образуют две обособленные группы, а образцы, которые не удалось однозначно отнести ни к одному из двух видов, заполняют хиатус между ними. Вклад признаков в разделение групп оценивался по порядку их включения в анализ с помощью критерия Фишера. Оказалось, что наибольшее разделение групп прошло по признаку длины пыльников (F = 49.2), затем в порядке убывания значимости следовали признаки: число фертильных метамеров (F = 17.9), число стерильных метамеров (F = 11.4), длина стерильной части побега (F = 9.7) и высота растения (F = 5.6). Признаками, существенно не повлиявшими на разделение образцов, оказались: длина главного и бокового соцветий, толщина стебля, порядок ветвления и отношение длин фертильной и стерильной частей побега. Наибольшие стандартизованные коэффициенты для первой канонической переменной имеют признаки: число фертильных метамеров (–0.86) и длина пыльника (–0.70). Наибольшие стандартизованные коэффициенты для второй канонической переменной — длина стерильной части побега (–2.4) и число стерильных метамеров (1.57) (табл. 4).

Результаты анализа главных компонент в виде двумерной диаграммы рассеяния, построенной в осях первого и второго факторов, представлены на рис. 3. В отличие от дискриминантного анализа анализ главных компонент не имеет целью максимально возможно разделить анализируемые группы, поэтому более объективно отражает реальный разброс образцов. Образцы *S. pojarkovae* и *S. europaea*

ТАБЛИЦА 3

Соотношение *Salicornia europaea*, *S. pojarkovae* и промежуточных морфотипов в исследованных популяциях

Номер популяции	Доля *S. europaea*, %	Доля *S. pojarkovae*, %	Доля промежуточных морфотипов, %
1	10	50	40
2	—	63	37
3	31	48	21
4	—	100	—
5	10	77	13
6	—	57	43
7	—	37	63
8	7	43	50

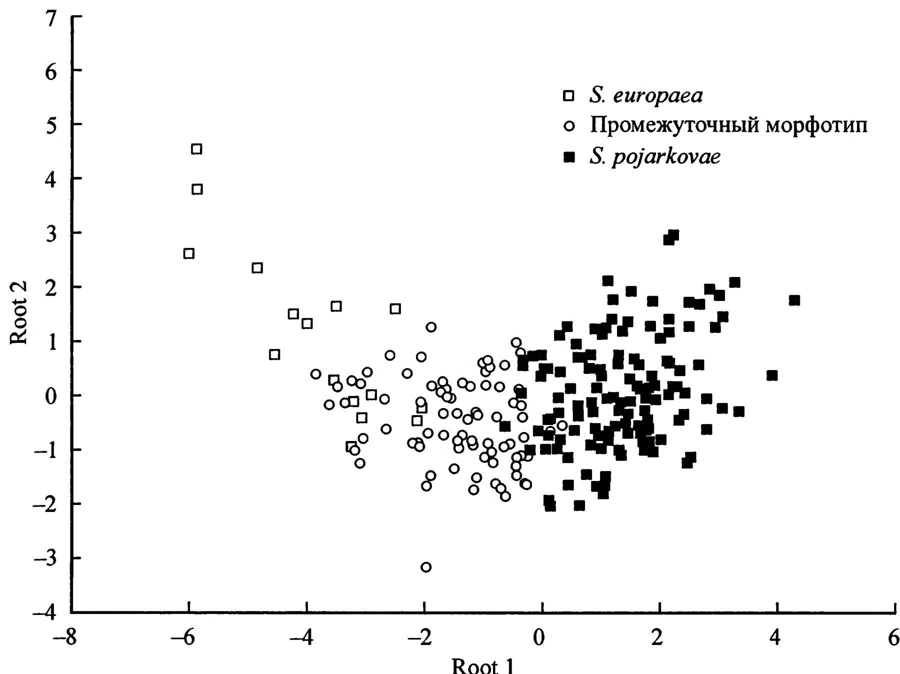


Рис. 2. Результат пошагового дискриминантного анализа исследованных образцов. График построен в осях первой и второй канонических переменных.

по-прежнему практически не перекрываются, а промежуточные образцы довольно сильно перекрываются с *S. europaea* и в меньшей степени с *S. pojarkovae*. Чтобы показать признаки, имеющие наибольшее значение для разделения групп, приведем значения максимальных факторных нагрузок (> 0.70) для первых трех факторов (они объясняют 84 % межгрупповой изменчивости данных) (табл. 5). Для фактора 1 — максимальные факторные нагрузки имеют признаки: отношение длин фертильной и стерильной частей побегов (0.92), длина главного соцветия (0.90) и число фертильных метамеров (0.88), т. е. признаки, связанные с размерами фертильной части побега. Для фактора 2 — максимальные факторные нагрузки имеют признаки: высота растения (–0.93) и длина стерильной части побега (–0.75) — признаки, характеризующие развитие вегетативной части растения. Для фактора 3 — максимальную факторную нагрузку имеет признак — порядок ветвления (0.74).

ТАБЛИЦА 4

Значения стандартизованных коэффициентов для первой и второй канонических переменных и процент объясненной дисперсии, полученные методом дискриминантного анализа

	Root 1	Root 2
Число стерильных метамеров	0.43	1.57
Длина пыльника	−0.70	−0.22
Число фертильных метамеров	−0.86	−0.21
Длина стерильной части	0.08	−2.4
Высота растения	0.33	1.49
% объясненной дисперсии	25.1	14.2

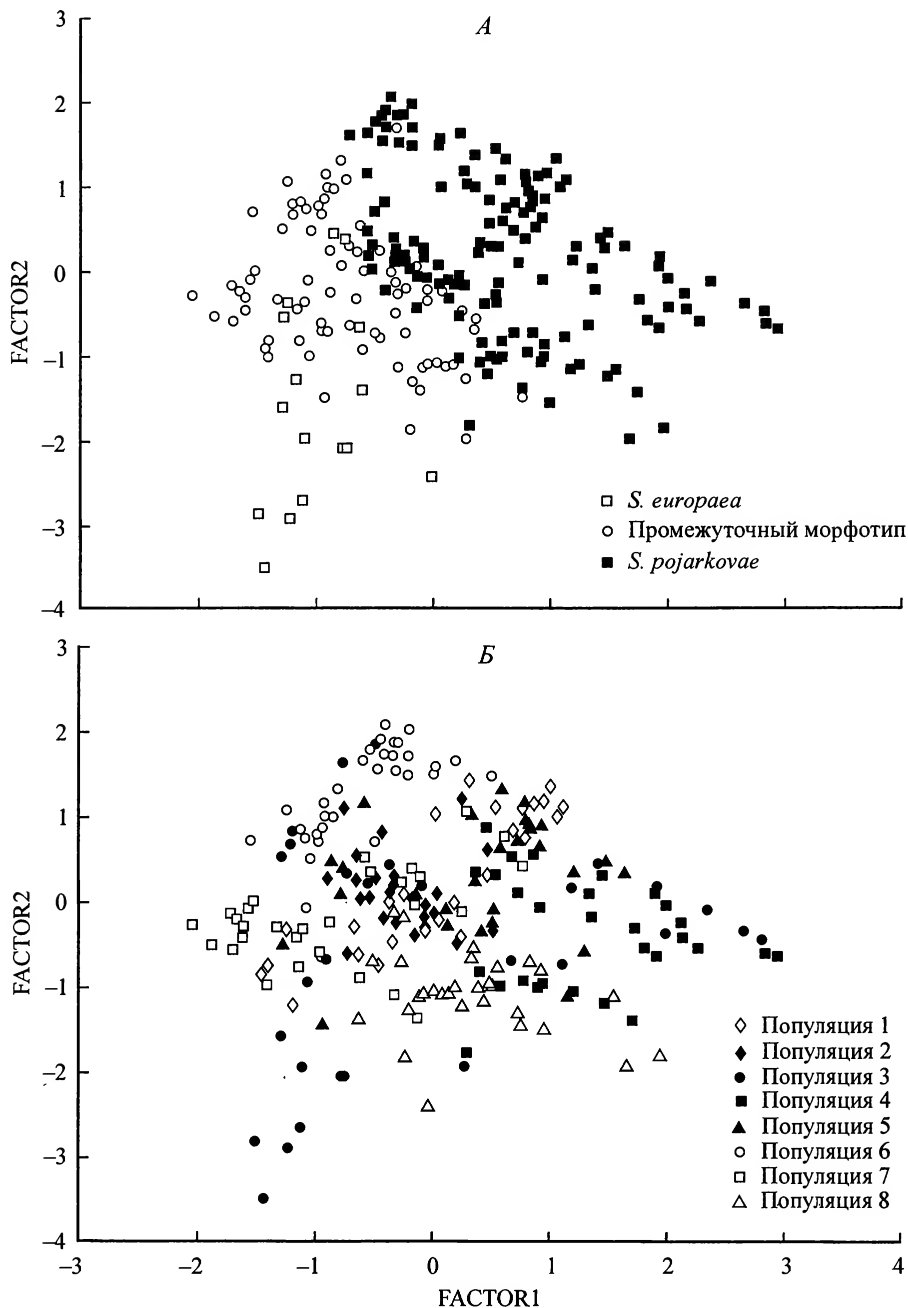


Рис. 3. Результаты факторного анализа с экстракцией факторов по методу главных компонент.

Графики построены в осях первого и второго факторов. *А* — показана видовая принадлежность образцов (*S. pojarkovae*, *S. europaea* или промежуточный морфотип); *Б* — те же результаты анализа, но показана принадлежность образцов к 8 исследованным популяциям.

ТАБЛИЦА 5

Значения факторных нагрузок для первых трех факторов и процент объясненной дисперсии, полученные методом анализа главных компонент

	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Длина пыльника	0.19	0.58	−0.53
Длина главного соцветия	0.90	−0.36	−0.07
Длина бокового соцветия	0.75	−0.48	−0.15
Толщина стебля	0.79	0.03	0.057
Число фертильных метамеров	0.88	−0.36	−0.03
Число стерильных метамеров	−0.65	−0.67	−0.20
Порядок ветвления	0.01	−0.49	0.74
Длина стерильной части	−0.60	−0.75	−0.24
Длина фертильной части/длина стерильной части	0.92	0.12	0.01
Высота растения	0.13	−0.93	−0.26
% объясненной дисперсии	44.4	29.4	10.2

На рис. 3, *б* построена двумерная диаграмма разброса образцов для 8 популяций. Прежде всего видно, что выборки из разных популяций большей частью «перемешаны», несколько обособлена только популяция 6 (с о-ва Великий Кандалакшского заповедника). Большинство популяций смешанные (популяции 1, 3, 5, 7, 8), т. е. представлены двумя видами и промежуточными формами. Наиболее неоднородна популяция 3 (из окрестностей Биологической станции МГУ). Популяции 2, 4 и 6 образованы преимущественно *S. pojarkovae*. Популяция 8 (Архангельская обл.), специально включенная для сравнения с популяциями Кандалакшского залива, не обособлена от последних и тоже является смешанной, что позволяет распространить выводы о характере популяций на всем побережье Белого моря.

Для 10 использованных признаков определили средние значения и их ошибки, пределы изменчивости каждого признака для двух видов и промежуточного морфотипа, а также достоверность различий средних значений у этих трех групп по методу Тьюки (табл. 6). Оказалось, что по признакам длины пыльников, числу стерильных метамеров и по длине стерильной части главного побега все три группы достоверно отличаются друг от друга. Подчеркнем, что эти различия наблюдаются в пределах непрерывного ряда значений признаков, о чем свидетельствует перекрывание диапазонов их изменчивости. Таким образом, достоверность различий возможна благодаря широкому размаху варьирования признаков в сочетании с большим объемом выборки. По порядку ветвления побегов группы не различаются, но видно, что среди *S. europaea* не было образцов с неветвящимися побегами (что часто встречается у *S. pojarkovae*). По 6 признакам промежуточный морфотип не отличается от *S. europaea*, причем среди них есть такие признаки, как длина и толщина главного соцветия, число стерильных метамеров и соотношение длин фертильной и стерильной частей побега. Комплекс этих признаков определяет габитус растения, на который в первую очередь обращает внимание исследователь. Таким образом, растения промежуточного морфотипа имеют габитус либо приближенный к *S. europaea*, либо промежуточный. Только по признаку высоты растения промежуточные морфотипы не отличаются от *S. pojarkovae*, но отличаются от *S. europaea*. Виды *S. europaea* и *S. pojarkovae* достоверно различаются по 8 признакам, нет достоверных различий только по длине бокового соцветия и порядку ветвления побегов.

Что касается признака длины пыльников, которому в литературе нередко придается большое значение в различении диплоидных и тетраплоидных солеросов,

ТАБЛИЦА 6

Статистические характеристики изученных признаков для выборок *Salicornia europaea*, *S. pojarkovae* и промежуточного морфотипа

Признак	*S. europaea*, n = 18	Промежуточный морфотип, n = 81	*S. pojarkovae*, n = 143	Достоверность различий *S. europaea* и *S. pojarkovae*	Достоверность различий *S. europaea* и промежуточного морфотипа	Достоверность различий *S. pojarkovae* и промежуточного морфотипа
Длина пыльника, мм	**0.39 ± 0.623** (0.28—0.5)	**0.53 ± 0.113** (0.30—0.78)	**0.63 ± 0.099** (0.40—0.88)	+++	+++	+++
Длина главного соцветия, см	**2.3 ± 0.68** (1.2—3.6)	**2.0 ± 0.95** (0.5—4.5)	**3.6 ± 1.45** (1.1—7.6)	++	—	+++
Длина бокового соцветия, см	**1.7 ± 0.86** (0.5—2.9)	**1.2 ± 0.69** (0.3—0.6)	**2.0 ± 1.05** (0.3—4.9)	—	—	+++
Толщина стебля, см	**0.3 ± 0.09** (0.2—0.5)	**0.3 ± 0.08** (0.2—0.6)	**0.4 ± 0.09** (0.3—0.6)	++	—	+++
Число фертильных метамеров	**7.7 ± 1.91** (5—13)	**7.8 ± 2.75** (3—14)	**11.8 ± 3.62** (5—22)	++	—	+++
Число стерильных метамеров	**3.9 ± 1.26** (2—7)	**2.6 ± 0.87** (1—6)	**1.5 ± 0.51** (1—3)	+++	+++	+++
Порядок ветвления	**2.3 ± 0.46** (2—3)	**2.1 ± 0.35** (1—3)	**2.0 ± 0.32** (1—3)	—	—	—
Длина стерильной части побега	**8.0 ± 1.67** (4.5—11.0)	**6.0 ± 1.31** (2.5—9.5)	**3.8 ± 1.33** (2.0—7.9)	+++	+++	+++
Длина фертильной части/длина стерильной части побега	**0.3 ± 0.07** (0.17—0.46)	**0.4 ± 0.18** (0.11—0.80)	**1.0 ± 0.53** (0.37—2.73)	+++	—	+++
Высота растения, см	**10.2 ± 2.16** (5.7—13.6)	**7.9 ± 1.71** (2.3—12.6)	**7.5 ± 2.09** (3.5—12.4)	+++	++	—

Примечание. n — объем выборки. Жирным шрифтом выделены средние значения и ошибки средних, в скобках указаны минимальные и максимальные значения. Значимость различий средних: «+++» — различия значимы на уровне $p \leq 0.001$, «++» — на уровне $p \leq 0.01$, «+» — на уровне $p \leq 0.05$, «—» — различия незначимы.

то, как говорилось выше, средние значения этого признака у трех групп достоверно различаются, но диапазоны его изменчивости перекрываются у видов *S. europaea* и *S. pojarkovae*. Среди промежуточных морфотипов встречались растения с длинами пыльников, характерными как для *S. europaea*, так и для *S. pojarkovae*. Теперь можно уточнить, чтó именно мы называем промежуточными морфотипами: 1) растения, габитуально близкие к *S. europaea*, но имеющие пыльники с длиной, характерной для *S. pojarkovae*; 2) габитуально промежуточные между *S. europaea* и *S. pojarkovae* растения с длиной пыльников, характерной для *S. pojarkovae*; 3) в редких случаях мелкие (до 0.4 мм) пыльники встречались в комбинации с «тетраплоидным габитусом» *S. pojarkovae*.

Несмотря на то что у промежуточных морфотипов признаки, определяющие внешний вид растения (длина и ширина главного соцветия, число стерильных метамеров и др.), могут сочетаться с разными длинами пыльников, выявляются некоторые корреляции между рядом признаков. Естественно, среди этих признаков есть такие, корреляции между которыми достаточно очевидны. Например, число стерильных метамеров скоррелировано с высотой растения, длиной стерильной части побега, длина главного соцветия скоррелирована с числом фертильных метамеров

и др. В табл. 7 (а и б) приведены корреляционные матрицы признаков, полученные с помощью дискриминантного анализа: общая для всего массива данных (табл. 7а) и объединенная внутригрупповая (табл. 7б). Видно, что по набору признаков хорошо скоррелированных друг с другом (значения корреляций превышают 0.4), эти матрицы практически не отличаются друг от друга, различия состоят только в силе этих корреляций. Из этого можно сделать вывод, что изменчивость признаков носит сходный характер в пределах всех исследованных популяций. Выявляется группа признаков, имеющих скоррелированный характер изменчивости: длина главного соцветия, толщина стебля, отношение длин фертильной и стерильной частей побега, высота растения. Действительно, растения, уверенно относимые к *S. europaea,* при длине главного соцветия 1—3 см и ширине 0.3 см имели обычно не менее 3—4 стерильных метамеров, высоту около 10 см. Растения, определенные как *S. pojarkovae*, при длине главного соцветия до 8 см и ширине 0.4—0.5 см имели, как правило, 1—2 стерильных метамера, высоту 6—7 см.

На важность наличия корреляций признаков для систематики в симпатрических ситуациях указывает, в частности, А. Г. Еленевский (1980), говоря о достовер-

ТАБЛИЦА 7а

Общая для всего массива данных матрица корреляций, полученная с помощью дискриминантного анализа

	Длина пыльника	Длина главного соцветия	Длина бокового соцветия	Толщина стебля	Число фертильных метамеров	Число стерильных метамеров	Порядок ветвления	Длина стерильной части	Длина фертильной части/ длина стерильной части	Высота растения
Длина пыльника	1.00	0.02	−0.09	0.12	−0.02	−0.37	−0.40	−0.40	0.21	−0.35
Длина главного соцветия	0.02	1.00	***0.80***	***0.60***	***0.94***	−0.34	0.15	−0.26	***0.82***	***0.49***
Длина бокового соцветия	−0.09	***0.80***	1.00	***0.59***	***0.79***	−0.13	0.12	−0.06	***0.60***	***0.52***
Толщина стебля	0.12	***0.60***	***0.59***	1.00	***0.61***	**−0.51**	0.01	**−0.45**	***0.61***	0.04
Число фертильных метамеров	−0.02	***0.94***	***0.79***	***0.61***	1.00	−0.35	0.16	−0.26	***0.75***	***0.45***
Число стерильных метамеров	−0.37	−0.34	−0.13	***−0.51***	−0.35	1.00	0.20	***0.94***	**−0.63**	***0.54***
Порядок ветвления	−0.40	0.15	0.12	0.01	0.16	0.20	1.00	0.20	−0.05	0.29
Длина стерильной части	−0.40	−0.26	−0.06	***−0.45***	−0.26	***0.94***	0.20	1.00	***−0.66***	***0.68***
Длина фертильной части/ длина стерильной части	0.21	***0.82***	***0.60***	***0.61***	***0.75***	**−0.63**	−0.05	***−0.66***	1.00	−0.00
Высота растения	−0.35	***0.49***	***0.52***	0.04	***0.45***	***0.54***	0.29	***−0.68***	−0.00	1.00

Примечание. Здесь и в табл. 7б: жирным шрифтом выделены коэффициенты корреляции, значения которых по модулю превышают 0.4. Курсивом показаны коэффициенты корреляции, превышающие это значение в обеих матрицах, подчеркнуты — встречающиеся только в общей матрице.

ТАБЛИЦА 7б

Объединенная внутригрупповая матрица корреляций, полученная с помощью дискриминантного анализа

	Длина пыльника	Длина главного соцветия	Длина бокового соцветия	Толщина стебля	Число фертильных метамеров	Число стерильных метамеров	Порядок ветвления	Длина стерильной части	Длина фертильности/длина стерильности	Высота растения
Длина пыльника	1.00	−0.32	−0.28	−0.17	−0.38	0.06	−0.36	−0.03	−0.17	−0.23
Длина главного соцветия	−0.32	1.00	***0.77***	***0.48***	***0.91***	−0.01	0.26	0.11	***0.74***	***0.72***
Длина бокового соцветия	−0.28	***0.77***	1.00	***0.53***	***0.77***	0.08	0.16	0.19	***0.53***	***0.63***
Толщина стебля	−0.17	***0.48***	***0.53***	1.00	***0.49***	−0.32	0.09	−0.21	***0.46***	0.17
Число фертильных метамеров	−0.38	***0.91***	***0.77***	***0.49***	1.00	−0.01	0.28	0.13	***0.63***	***0.69***
Число стерильных метамеров	0.06	−0.01	0.08	−0.32	−0.01	1.00	0.10	***0.88***	−0.38	***0.51***
Порядок ветвления	−0.36	0.26	0.16	0.09	0.28	0.10	1.00	0.11	0.06	0.24
Длина стерильной части	−0.03	0.11	0.19	−0.21	0.13	***0.88***	0.11	1.00	***−0.44***	***0.71***
Длина фертильности/ длина стерильности	−0.17	***0.74***	***0.53***	***0.46***	***0.63***	−0.38	0.06	***−0.44***	1.00	0.18
Высота растения	−0.23	***0.72***	***0.63***	0.17	***0.69***	***0.51***	0.24	***0.71***	0.18	1.00

ности разграничения видов даже по двум коррелятивно связанным признакам. На наличие скоррелированных признаков у представителей рода *Salicornia* уже обращали внимание (Ingrouille, 1990). По крайней мере, на территории Англии, где *S. europaea* произрастает вместе с *S. dolichostachya.* (2n = 36), почти всегда удается четко идентифицировать диплоиды и тетраплоиды по этому набору признаков (Ball, Brown, 1970). Самым важным признаком эти авторы считали длину пыльника, а остальные признаки были с ним связаны. К сожалению, в указанной статье оставлены без внимания те несколько образцов, которые на приведенной диаграмме дискриминантного анализа лежат между диплоидным и тетраплоидным видом.

Насколько мы можем судить исходя из изученной литературы, подавляющее большинство авторов не видят серьезных затруднений в разграничении диплоидных и тетраплоидных видов *Salicornia* по морфологическим признакам. Результаты нашего исследования беломорских популяций говорят, скорее, в пользу невозможности их четкого различения из-за существования значительного числа промежуточных морфотипов. По-видимому, такая картина характерна не только для узколокальных популяций Кандалакшского залива, но и для всего побережья Белого моря, поскольку, как мы видели, архангельская популяция по составу сходна с кандалакшскими. M. Piirainen (устн. сообщ.), проводя подобные нашим морфолого-статистические исследования для солеросов в Финляндии, также отмечает

существование проблемы «промежуточных форм» между диплоидными и тетраплоидными видами, но пока не дает ей разрешения.

Полученные результаты говорят о том, что, опираясь только на морфологию (имеются в виду известные в настоящее время и часто употребляемые морфологические признаки), не прибегая более ни к каким методам исследования, в частности к определению числа хромосом, надежно различить виды *S. europaea* и *S. pojarkovae* невозможно. В связи с этим возникает вопрос о правомерности выделения диплоидного и тетраплоидного цитотипов в отдельные виды. В систематике рода *Salicornia* такой подход к рассмотрению разных цитотипов в качестве отдельных видов сложился исторически. Существуют многочисленные свидетельства существования репродуктивной изоляции между диплоидами, у которых преобладает клейстогамия, и тетраплоидами, которые являются хазмогамными (Dalby, 1962; Piirainen, 2001). Несмотря на то что род *Salicornia* долго и активно изучается в Европе, до сих пор неизвестны гибриды между диплоидами и тетраплоидами, хотя теоретически не исключается, что они существуют (Dalby, 1962). В пользу возможной гибридной природы наших промежуточных морфотипов говорит комбинация «габитуальных признаков», характерных для *S. europaea* или *S. pojarkovae* с длинами пыльников, характерными для другого вида, а также наличие «промежуточных» форм. Наконец, согласно результатам исследования последовательностей ETS ядерной ДНК, в которые были включены образцы *S. europaea* и *S. pojarkovae* из популяций, описываемых в настоящей статье, представители диплоидной и тетраплоидной групп формируют обособленные клады (Kadereit et al., 2007). К сожалению, промежуточные морфотипы не были включены в упомянутое исследование. Кроме того, результаты данного молекулярно-филогенетического исследования нельзя считать непосредственным руководством для принятия таксономических решений, поскольку в силу того, что диверсификация рода солерос происходила совсем недавно, его представители накопили очень немного значимых для анализа нуклеотидных замен.

По имеющимся данным, род *Salicornia* возник в пределах рода *Sarcocornia* по геохронологическим меркам совсем недавно, в середине миоцена—начале плейстоцена (9.4—1.4 млн лет назад) (Kadereit et al., 2006). Учитывая молодость этого таксона, можно предполагать, что многие сложности в его систематике объясняются незавершенностью процесса видообразования. Существуют хорошо различимые крайние формы с нечеткими переходами, намечены корреляции между морфологическими признаками. Очевидна необходимость расширенных кариологических и молекулярных исследований для решения вопроса о целесообразности рассмотрения видов *S. europaea* и *S. pojarkovae* в качестве самостоятельных таксонов.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность Т. Е. Краминой, М. Г. Пименову, Н. С. Ростовой, Д. Д. Соколову и О. В. Юрцевой за ценные замечания и советы, Л. И. Абрамовой, Т. А. Бек, А. Д. Виталь, П. А. Волковой, Е. А. Захаровой, М. В. Ремизовой за помощь в сборе материала, А. С. Корякину за содействие в работе на территории Кандалакшского заповедника, С. Р. Майорову за помощь в сканировании образцов, H. Freitag и G. Kadereit за предоставленный литературный материал и M. Piirainen за полезное обсуждение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М., 1982. 488 с.

Еленевский А. Г. О внутривидовой изменчивости и таксономии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 87—99.

Зосимович В. П. Жизненные формы, полиплоидия и эволюция видов семейств центросеменных // Цитология и генетика. Киев, 1965. С. 5—38.

Ильин М. М. Семейство Маревые — *Chenopodiaceae* // Флора СССР. Т. 6. М.; Л., 1936. С. 2—354.

Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Черенков А. Е. Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. М., 2005. 175 с.

Раменская М. Л., Андреева В. Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.

Семенова-Тянь-Шанская Н. З. Семейство Маревые — *Chenopodiaceae* // Флора Мурманской области. Вып. 3. М.; Л., 1956. С. 2—450.

Сергиенко В. Г. Критические заметки о некоторых видах полуострова Канин // Новости систематики высших растений. Л., 1980. Т. 17. С. 240—246.

Скворцов В. Э. Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России. М., 2000. 587 с.

Соколов Д. Д., Филин В. Р. Определитель сосудистых растений окрестностей ББС МГУ. М., 1996. 170 с.

Флора северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л., 1976. Т. 2. 316 с.

Цвелёв Н. Н. Заметки о маревых (*Chenopodiaceae*) Восточной Европы // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 1. С. 78—85.

Цвелёв Н. Н. Род Солерос — *Salicornia* // Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб., 1996. С. 2—450.

Ball P. W. Salicornia // Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge, 1964. 464 p.

Ball P. W., Brown K. G. A biosystematic and ecological study *of Salicornia* in the Dee Estuary // Watsonia. 1970. Vol. 8. P. 27—40.

Ball P. W., Akeroyd J. R. Salicornia // Flora Europaea. Vol. 1. Ed. 2. Cambridge, 1993. P. 121—123.

Dalby D. H. Chromosome number, morphology and breeding behaviour in British *Salicorniae* // Watsonia. 1962. Vol. 5. N 3. P. 150—162.

Ingrouille M. J., Pearson J. The pattern of morphological variation in the *Salicornia europaea* L. aggregate (*Chenopodiaceae*) // Watsonia. 1987. Vol. 16. P. 269—281.

Ingrouille M. J., Pearson J., Havill D. C. The pattern of morphological variation in the *Salicornia dolichostachya* Moss group from different sites in southern England // Acta Bot. Neerl. 1990. Vol. 39. N 3. P. 263—273.

Kadereit G., Mucina L., Freitag H. Phylogeny of *Salicornioideae* (*Chenopodiaceae*): diversification, biogeography and evolutionary trends in leaf and flower morphology // Taxon. 2006. Vol. 55. P. 617—642.

Kadereit G., Ball P., Beer S. et al. A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of glasswort (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*) // Taxon. 2007. Vol. 56 (4) (in press).

Piirainen M. Salicornia (*Chenopodiaceae*) in northern Europe: Typification and taxonomic notes // Ann. Bot. Fennici. 1991. Vol. 28. P. 81—85.

Piirainen M. Salicornia // Flora Nordica. Stockholm, 2001. Vol. 2. 430 p.

Rothmaler W. Exkursionsflora von Deutschland. Jena, 1994. Vol. 3. 816 p.

Scott A. J. Reinstatement and revision of *Salicorniaceae* J. Agardh (*Caryophyllales*) // Bot. Journ Linn. Soc. (London). 1977. Vol. 75. P. 357—374.

Stace C. New flora of the British Isles. Cambridge, 1997. 1130 p.

SUMMARY

According to the taxonomic literature, diploid and tetraploid species of the genus *Salicornia* (*Chenopodiaceae*) have quite clear morphologic distinctions. The results of our investigation of morphological variability in two *Salicornia* species from the White Sea coast (NW Russia) — diploid *S. europaea* and tetraploid *S. pojarkovae* — highlight difficulties with distinguishing these species due to presence of intermediate forms. These difficulties make it doubtful to consider diploid and tetraploid cytotypes as different species. The presence of hybrids in *Salicornia* is still not proved. Probably, because of its relatively recent origin, the processes of speciation are not yet accomplished in *Salicornia*. Presence of well-distinguishable extreme forms along with intermediate forms between them and, at the same time, correlations between some morphological characters can be partly explained by the youth of the taxon.

УДК 630*165.1 : 630*165.5

© П. П. Попов

ПОПУЛЯЦИОННО-РАСОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ *PICEA ABIES* И *P. OBOVATA* (*PINACEAE*)

P. P. POPOV. POPULATION AND RACE DIFFERENTIATION OF *PICEA ABIES* AND *P. OBOVATA* (*PINACEAE*)

Институт проблем освоения Севера СО РАН
625003 Тюмень, а/я 2774
E-mail: ipospopov@mail.ru
Поступила 26.06.2008
Окончательный вариант получен 18.03.2009

Изучена популяционно-расовая дифференциация ели европейской и сибирской в географическом диапазоне от Украинского Закарпатья на западе до Республики Саха (Якутия) на востоке по основному диагностическому признаку — форме семенных чешуй с помощью дискриминантного анализа. Выделяемые группы (расы) и районы популяций географически четко дифференцированы в направлении с юго-запада на северо-восток.

Ключевые слова: ель европейская и сибирская, форма семенных чешуй, дискриминантный анализ, популяции и расы, структура популяций, популяционно-расовая структура ареала.

Популяции и расы животных и растений — общепринятые в биологии термины. В. Л. Комаров (1944) писал, что словом «раса» мы обозначаем такие группы неделимых, которые, отличаясь между собой сравнительно нерезкими признаками, тем не менее твердо передают эти признаки от поколения к поколению. Сторонники эволюционного учения (Грант, 1980) и популяционной биологии (Яблоков, 1987) определяют расу, прежде всего географическую, как региональную совокупность популяций. «Все формы, которые при обладании известными морфологическими отличиями представляют собой ареал распространения, я считаю за отдельные самостоятельные расы. Эти расы — суть истинная систематическая и географическая единицы. Они подлежат исследованию и изучению, как нечто действительно существующее» (Коржинский, 1893 : 95). По мнению Ф. Айалы (1984), разделение вида на расы может быть полезным для распознавания географических популяций, в той или иной степени отличающихся друг от друга вследствие дрейфа генов и приспособления к местным условиям существования.

Нередко расы выделяют по какому-либо одному признаку высокой генетической детерминации, т. е. расы — это совокупности (группы) популяций, имеющие несколько различающиеся генофонды. Репродуктивно они во многих случаях не изолированы друг от друга. Однако для образования и сохранения различий между расами требуется, чтобы поток генов из одной расы в другую был не слишком интенсивным, т. е. несколько ограниченным (Айала, 1984). Поскольку между расами все же имеется генетическое взаимовлияние и переход от одной к другой бывает постепенным по генетическим и фенотипическим признакам, выделение их в натуре часто довольно сложно. Ф. Айала (1984 : 129) пришел к выводу, что «степень генетической дифференциации, необходимой для выделения рас, и соответственно число выделяемых рас и границы между ними в значительной мере зависят от интуиции, вкусов и произвола исследователя». Но, как отметил К. М. Завадский (1968), здесь имеются трудности с обозначением границ географических рас, а не с наличием их как таковых.

Дискриминантный анализ как разновидность многомерного (Боровиков, 1998), позволяет в значительной мере уменьшить «интуицию и произвол» при разделении еловых популяций на обширных пространствах Восточной Европы и Сибири. По-

пуляции и их географические совокупности (расы) имеют большое значение в лесоводстве и биологии (Рубнер, 1927; Завадский, 1968; Райт, 1978; Грант, 1980; Концепция.., 1995), поэтому изучение их актуально. Целью настоящей работы является изучение популяционно-расовой дифференциации ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.), сибирской (*P. obovata* Ledeb.) и «промежуточной» или финской (*P.* × *fennica* (Regel) Kom.) в их сплошном (непрерывном) ареале с помощью дискриминантного анализа.

Главным диагностическим признаком ели европейской и сибирской со времен К. Ф. Ледебура (т. е. с 1833 г.) считается форма семенных чешуй (Teplouchoff, 1868; Теплоухов, 1872; Регель, 1883; Вольф, 1925; Сукачев, 1938; Schmidt-Vogt, 1977; Lang, 1994). У ели обыкновенной (или европейской) форма семенных чешуй ромбовидная (ромбоидальная), на верхушке срезанная, выемчато-зазубренная, у ели сибирской чешуи клинообразно-яйцевидные, по верхнему краю закругленные и несколько выпуклые. Хотя этот признак, а также длина шишек, как установил еще Ф. А. Теплоухов (1872), характеризуются большой географической изменчивостью.

Начиная с 1840—1850-х годов, в публикациях и частной переписке стали появляться сообщения о находках шишек, которые не соответствовали характеристикам их для ели обыкновенной и сибирской, главным образом по форме семенных чешуй. Больше всего таких находок (и сообщений о них) было сделано в скандинавских странах и северо-западных районах России (Кеппен, 1885). В 1863 г. такие формы или разновидности ели были названы Ниландером (W. Nylander) var. *medioxima* (разновидность средняя или промежуточная), а Э. Регелем — var. *fennica* (разновидность финская). Позднее Э. Регель (1883 : 34) писал, что «в Финляндии, под Петербургом, и особенно в Восточной России, встречаются формы, которые мы назвали *P. excelsa fennica* и которые по очертанию шишечных чешуек должны быть признаны промежуточными формами».

Структура популяций ели по признаку формы семенных чешуй главным образом в европейской части ареала изучается давно. Этому вопросу посвящена обширная литература, но в основном регионального характера (Heikinheimo, 1920; Данилов, 1943; Priehüusser, 1956; Панин, 1957; Бакшаева, 1970; Юркевич и др., 1971; Ронис, 1972; Щербакова, 1973; Этверк, 1974; Правдин, 1975; Морозов, 1976; Novacek, 1977; Татаринов, 1987; Ильинов и др., 1998; Коропачинский, Милютин, 2006). Оценка и классификация формы семенных чешуи производилась, как правило, визуально-описательным путем. Получаемые разными авторами результаты исследований во многих случаях несопоставимы даже для одних районов, поскольку довольно субъективны (Правдин, 1975).

Представляет интерес изучение различных географических популяций ели методом сравнения их с «эталонными» популяциями ели европейской и сибирской по основному диагностическому признаку — форме семенных чешуй. Это можно сделать при помощи дискриминантного анализа (Боровиков, 1998). Такой методический прием позволяет сравнить весь спектр вариаций особей любой популяционной выборки (не менее чем по двум показателям) со спектром особей в крайних («эталонных») вариантах популяций, указанных елей.

Материал и методика

Исходными материалами являются популяционные выборки шишек ели европейской и сибирской в области их сплошного ареала от Украинского Закарпатья, западных районов Белорусси и северо-западных районов России до Восточной Си-

бири. Использовался дискриминантный анализ (Боровиков, 1998; Гашев, 1998) популяций по величине коэффициентов сужения (C_n — *coefficient of narrowing*) и вытянутости (C_p — *coefficient of projection*) семенных чешуй (Попов, 1999). Изменчивость признака в большой степени обусловлена генотипом особей (Khalil, 1974; Попов, 1997) и соответствует понятию «фен» (Яблоков, 1987). На межпопуляционном (географическом) уровне средние показатели формы семенных чешуй (C_n, C_p) имеют большое сходство с изменчивостью многих признаков (в том числе адаптивных) и характеризуются высоким уровнем корреляции (Попов, 1999). Таким образом, изучая географическую дифференциацию популяций по признакам формы семенных чешуй, следует иметь в виду «связь» ее со многими другими признаками. При большом числе использованных для исследования популяционных выборок (90 шт.) количество особей в каждой из них, как правило, от 100 и более, а общее их число составляет около 15 тыс. шт. Поэтому все полученные результаты статистически высоко достоверны.

Дискриминантный анализ позволяет получить объективную информацию о количественном соотношении фенотипов в популяциях, о принадлежности популяции к тому или иному их «крайнему» варианту, как по структуре, так и по средним значениям не менее чем двух показателей. Он определяет и величину дистанции любой популяции (и особи) в виде квадрата расстояния Махаланобиса (Squared Mahalanobis Distances — SMD) от крайних вариантов. Крайними (принятыми здесь в качестве эталонных) вариантами популяций по показателям коэффициентов сужения (C_n) и вытянутости (C_p) семенных чешуй, положению в пространстве ареала взяты выборки ели европейской из Закарпатской обл. Украины (г. Рахов) с территории Карпатского биосферного заповедника (370 особей) и Ивано-Франковской обл. (100 особей), ели сибирской — из окрестностей г. Олекминска (Республика Саха) и с территории Витимского биосферного заповедника в восточной части Иркутской обл. В этом случае объединенный образец включает 275 (125 + 150) особей. Можно было бы взять и по одной выборке «крайних» елей (Закарпатье, Олекминск), но для исключения случайности в качестве эталонных взяли по 2 (выборки) с близкими параметрами признака соответственно. Основными критериями подбора «эталонных» популяций были: «крайность» показателей формы семенных чешуй по соответствующим видам, отсутствие взаимного генетического влияния и достаточно большая величина выборок. Древостои фитоценозов, где производился сбор шишек, имеют нормальный сомкнутый вид, а по лесорастительным условиям они близки к лучшим в соответствующих районах.

Результаты и обсуждение

Категории или формы особей и популяций принимаются следующие (табл. 1): из района Карпат — *P. e.* (как *Picea europaea*), бассейнов рек Витима и Олекмы — *P. s.* (как *Picea sibirica*), для промежуточной ели — *P. m.* (как *Picea medioxima*). В качестве эталонной популяции «промежуточной ели» взяты выборки из районов г. Коноши (61° с. ш., 40° в. д.) Архангельской и г. Никольска (60° с. ш., 45° в. д.) Вологодской областей. В этих выборках, включающих по 130 особей, число форм *P. e.* и *P. s.* оказалось одинаковым. С этой точки зрения, данные выборки представляют собой действительно промежуточную популяцию (рис. 1, табл. 1).

Выборка из Ивановской обл. (57°с. ш., 41° в. д.) на 3/4 состоит из особей формы *P. e.* и на 1/4 — из особей формы *P. s.* Эта выборка представляет собой «гибридную ель с признаками европейской» (Правдин, 1975) и обозначена символом *P. em.* (*Pi-*

ТАБЛИЦА 1

Внутрипопуляционная изменчивость показателей формы семенных чешуй в «эталонных» популяциях ели, используемых для дискриминантного анализа

Фенотипическая группа популяции	Пункт	Число особей, шт.	Показатели формы семенных чешуй, %					
			C_n			C_p		
			Limit	X ± Sx	C_v	Limit	X ± Sx	C_v
Picea europaea — *P. e.*	Рахов	370	13—36	24.0 ± 0.21	9	61—100	80.8 ± 1.39	9
	Ивано-Франковск	100	14—40	25.1 ± 0.54	22	58—111	80.0 ± 1.00	12
P. europaea-medioxima — *P. em.*	Иваново	210	20—62	39.3 ± 0.56	21	39—79	56.6 ± 0.55	14
Picea medioxima — *P. m.*	Коноша	130	20—64	43.7 ± 0.70	18	40—70	53.8 ± 0.57	12
	Никольск	130	20—64	43.9 ± 0.73	19	40—70	52.7 ± 0.64	14
P. medioxima-sibirica — *P. ms.*	Карпогоры	250	23—73	50.4 ± 0.64	20	34—68	47.6 ± 0.40	14
Picea sibirica — *P. s.*	Бодайбо	150	54—81	66.3 ± 0.35	6	31—50	40.9 ± 0.30	9
	Олекминск	125	58—77	67.0 ± 0.38	6	34—48	41.2 ± 0.30	8

Примечание. C_n — коэффициент сужения, C_p — коэффициент вытянутости верхней части семенных чешуй (%); Limit — крайние значения показателя в выборке, X ± Sx — среднее значение и его ошибка, C_v — коэффициент вариации. Фенотипы особей и популяций в табл. 2 и 3 те же.

cea europaea-medioxima). Выборка из района пос. Карпогоры (64° с. ш., 45° в. д.), расположенного в 200 км к юго-востоку от Архангельска, по структуре противоположна предшествующей: здесь 3/4 особей формы *P. s.* и 1/4 особей формы *P. e.* Она представляет собой «гибридную ель с признаками сибирской» (Правдин, 1975) и обозначена символом *P. ms.* (*Picea medioxima-sibirica*). Исходя из следующих условных баллов: *P. e.* — 1, *P. em.* — 2, *P. m.* — 3, *P. ms.* — 4, *P. s.* — 5, определяли средний балл или индекс формы семенных чешуй для всех изучаемых популяций (Правдин, 1975).

Квадрат дистанции Махаланобиса (SMD) между выборками с Карпат и бассейнов рек Витима и Олекмы составляет 104.23. Если брать выборки только из Закарпатья и района Олекминска, то SMD равен 117.44; из Закарпатья и района Витима, Олекмы — 118.55, т. е. эти показатели оказываются даже несколько больше, чем при сравнении ели сибирской (из района Витима и Олекмы) с двумя выборками с Карпат (г. Рахов и Ивано-Франковск). Во всяком случае сравниваемые выборки «эталонных» или «крайних» елей европейской и сибирской весьма существенно различаются и полигоны распределения особей по показателям формы семенных чешуй на скаттер-диаграмме (Scatterplot of canonical scores) не перекрываются, т. е. трансгрессии нет.

При разделении популяций по средним показателям (C_n и C_p) семенных чешуй на 2 категории (*P. e.* и *P. s.*) оказывается, что условная граница между этими группами популяций проходит по линии северная часть Ботнического залива (район г. Лулео в Швеции), северная оконечность Онежского озера, Коноша, Никольск, к нижнему течению р. Камы (рис. 2, *А*). К западу от этой границы «дискриминантный анализ» относит популяции к ели европейской (т. е. близкие к ели с Карпат), к востоку — к ели сибирской (близкие к ели из Восточной Сибири). Такое разделение популяций в целом соответствует сложившимся представлениям, но условная граница между ними проходит несколько западнее, чем ее указывали ранее (Траутфеттер, 1851, цит. по: Кеппен, 1885; Арнольд, 1866; Вольф, 1925).

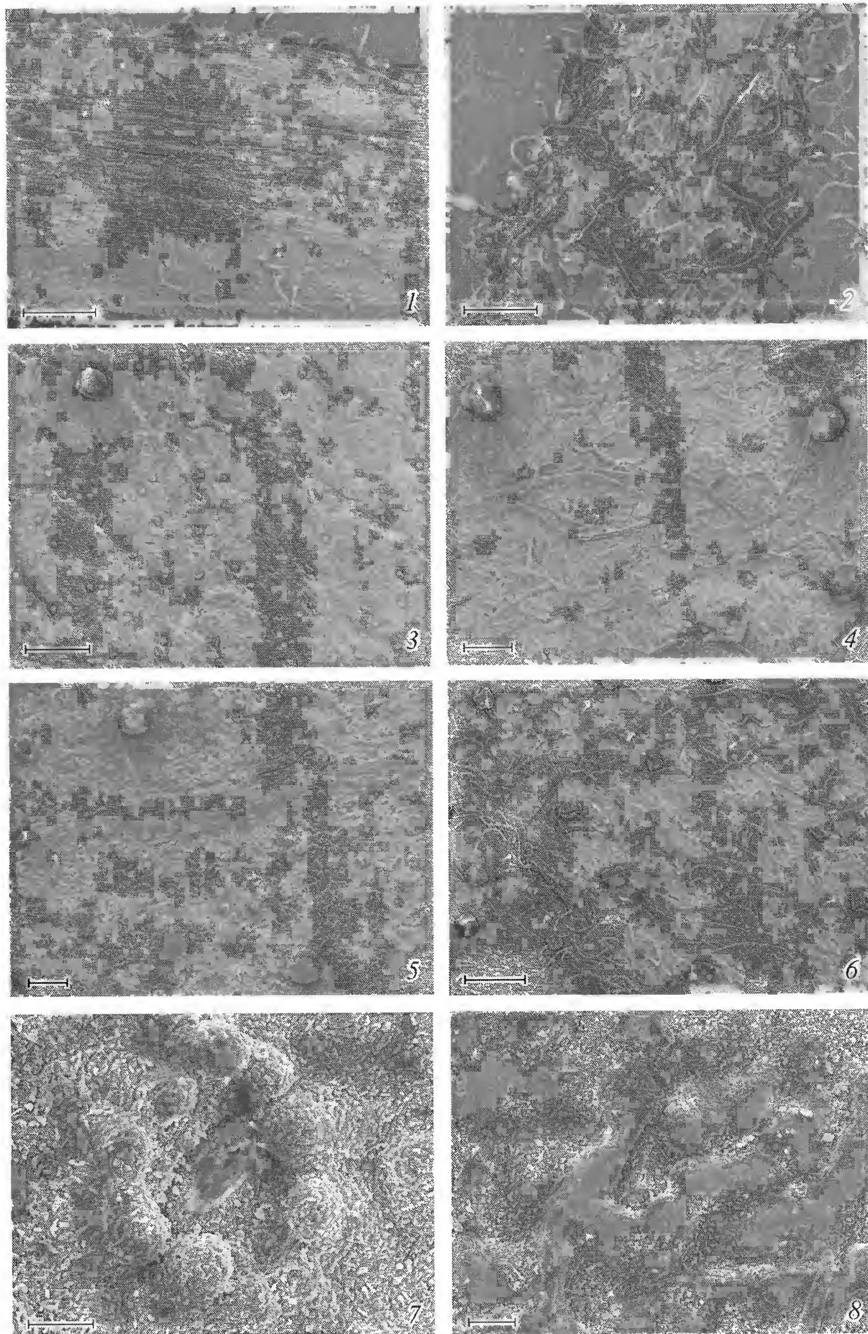


Таблица I. Поверхность стебля и листа *Myrica gale* (*1*, *3*, *5*, *7*) и *Myrica tomentosa* (*2*, *4*, *6*, *8*).

1, *2* — стебель; *3*, *4* — верхняя сторона листа; *5*, *6* — нижняя сторона листа; *7*, *8* — устьице. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *3*, *6* — 200; *4*, 5 — 100; *7*, *8* — 10.

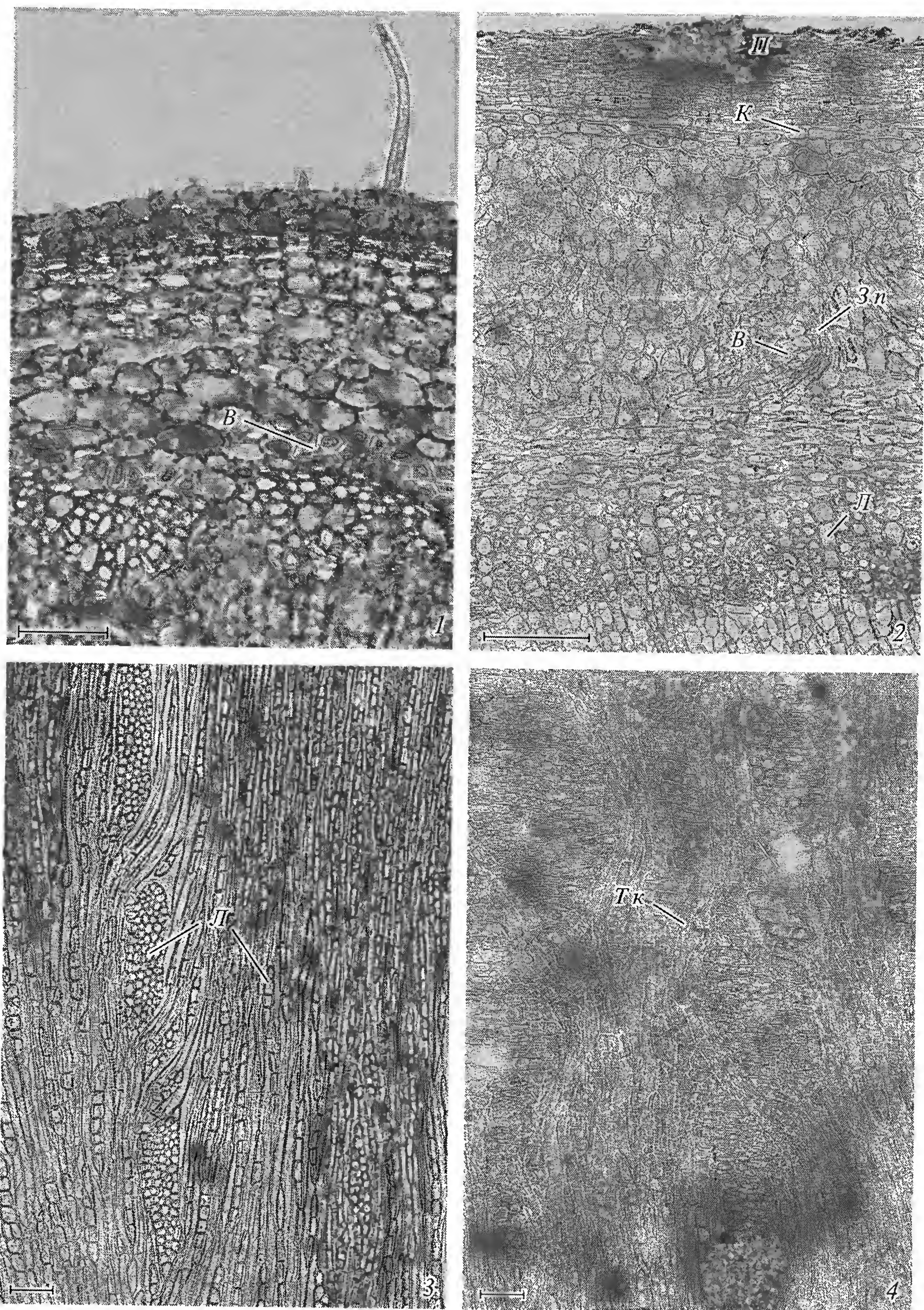


Таблица II. Строение стебля *Myrica gale*.

1 — поперечный срез молодого стебля; *2* — поперечный срез одревесневшего стебля; *3*, *4* — продольно-тангентальный срез. *В* — волокна, *П* — перидерма, *К* — колленхима, *З п* — закладка последующей перидермы, *Л* — луч, *Тк* — тяжи из кристаллоносных клеток. Масштабные линейки, мкм: *1* — 50, *2—4* — 100.

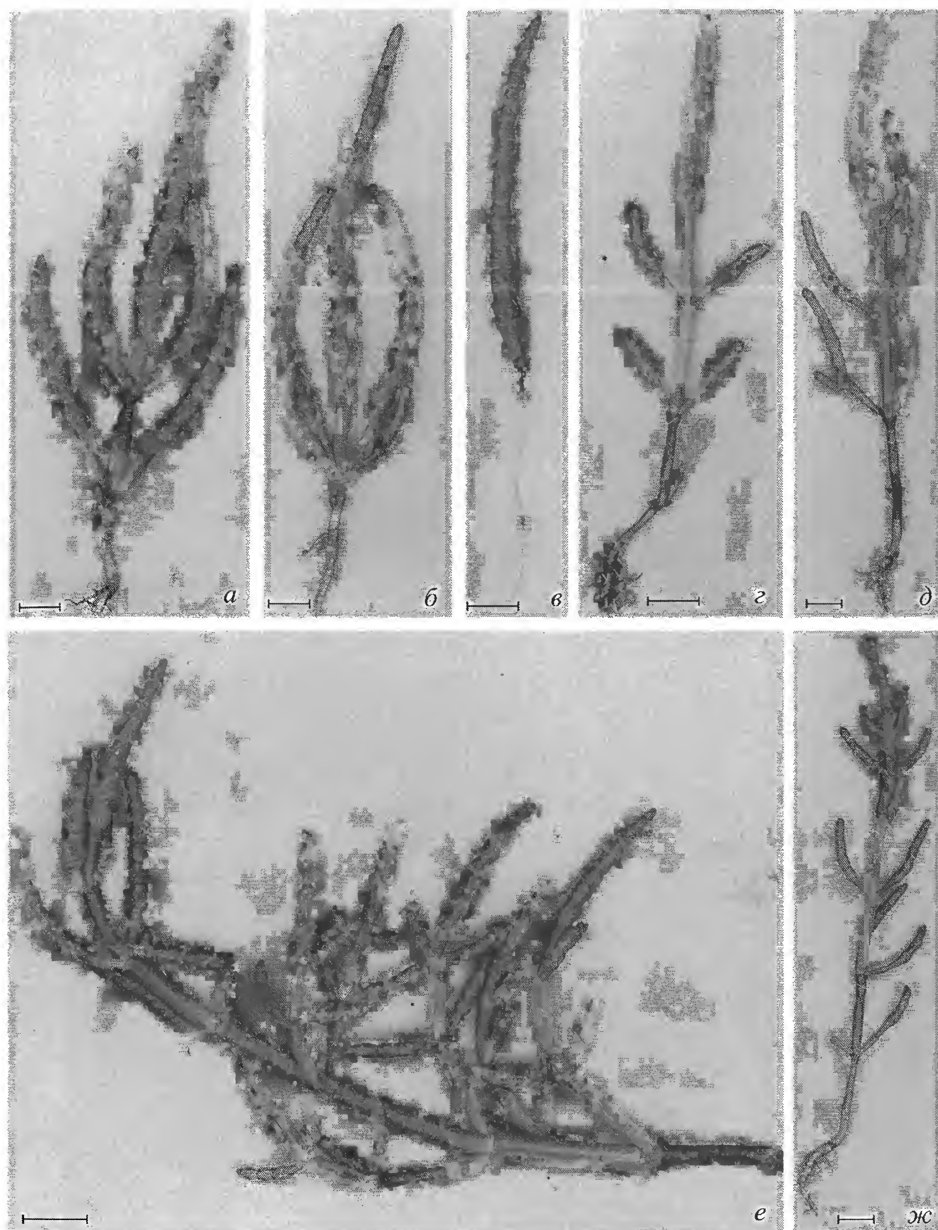


Таблица. Представители рода *Salicornia* с Белого моря.

а—в — *S. pojarkovae* N. Sem.; *г, д* — промежуточный морфотип; *е, ж* — *E. europae* L. s. str. Масштабная линейка — 1 см.

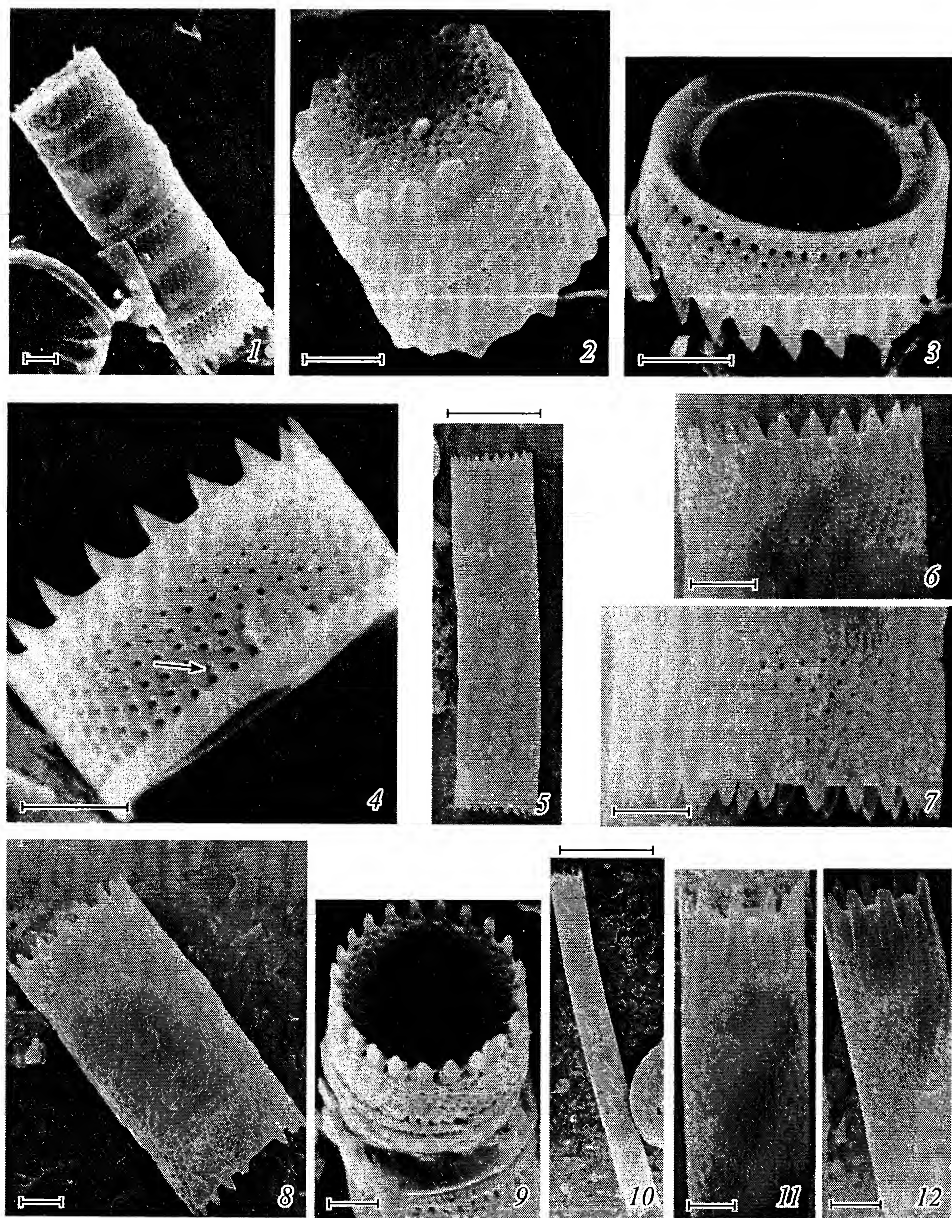


Таблица I. *Aulacoseira subborealis* (*1—9*) и *A. subarctica* (*10—12*) (СЭМ).

1, 2, 8, 9 — наружная поверхность колоний и одиночных клеток; *3* — кольцевидная диафрагма; *4* — загиб створки, отверстие двугубого выроста (указано стрелкой), шипы; *5—7* — колония; *10—12* — конечные створки. *1—4* — Каневское водохранилище; *5—12* — Иваньковское водохранилище. Масштабные линейки, мкм. *1—4*, *6—9*, *11*, *12* — 2; *5*, *10* — 10.

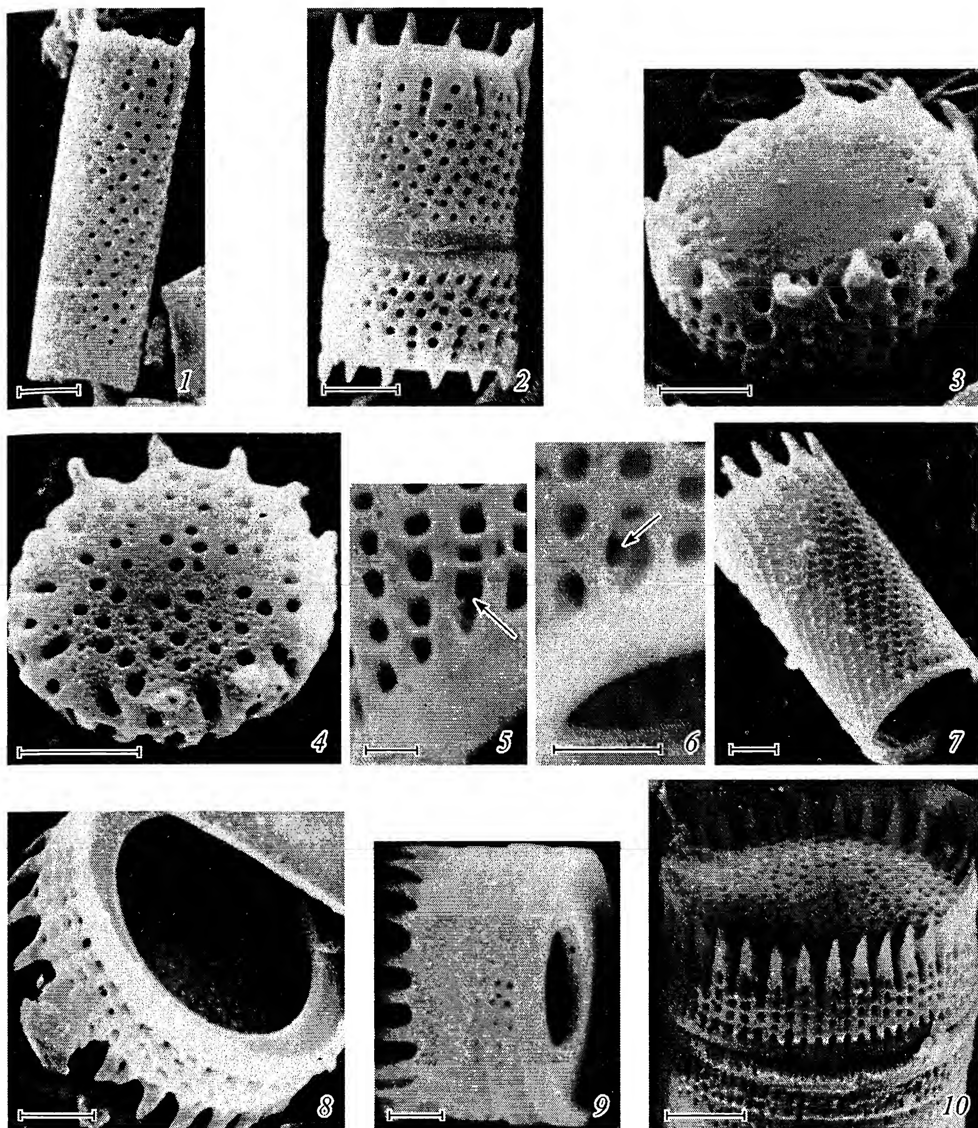


Таблица II. *Aulacoseira subarctica* (СЭМ).

1—4 — вариации высоты загиба створки, шипов и ареолированности лицевой части створки с наружной поверхности; *5, 6* — отверстия двугубого выроста с наружной поверхности (указано стрелкой); *7—9* — вариации размера кольцевидной диафрагмы, шипы, загиб створки; *10* — лицевая часть створки, шипы, загиб створки. *1—6* — оз. Саранное; *7* — оз. Майоровское; *8* — Обская губа; *9, 10* — оз. Красное. Масштабные линейки, мкм: *1—4, 7—10* — 2; *5, 6* — 1.

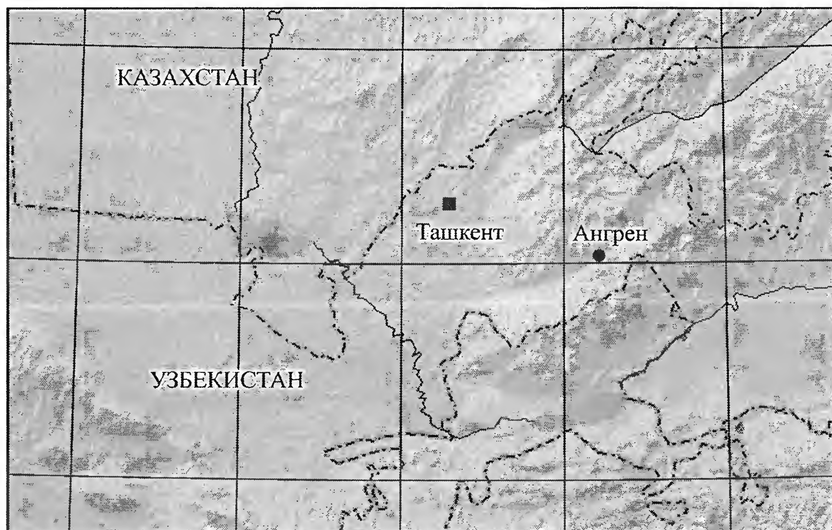


Таблица I. Географическая привязка местонахождения Ангрен.

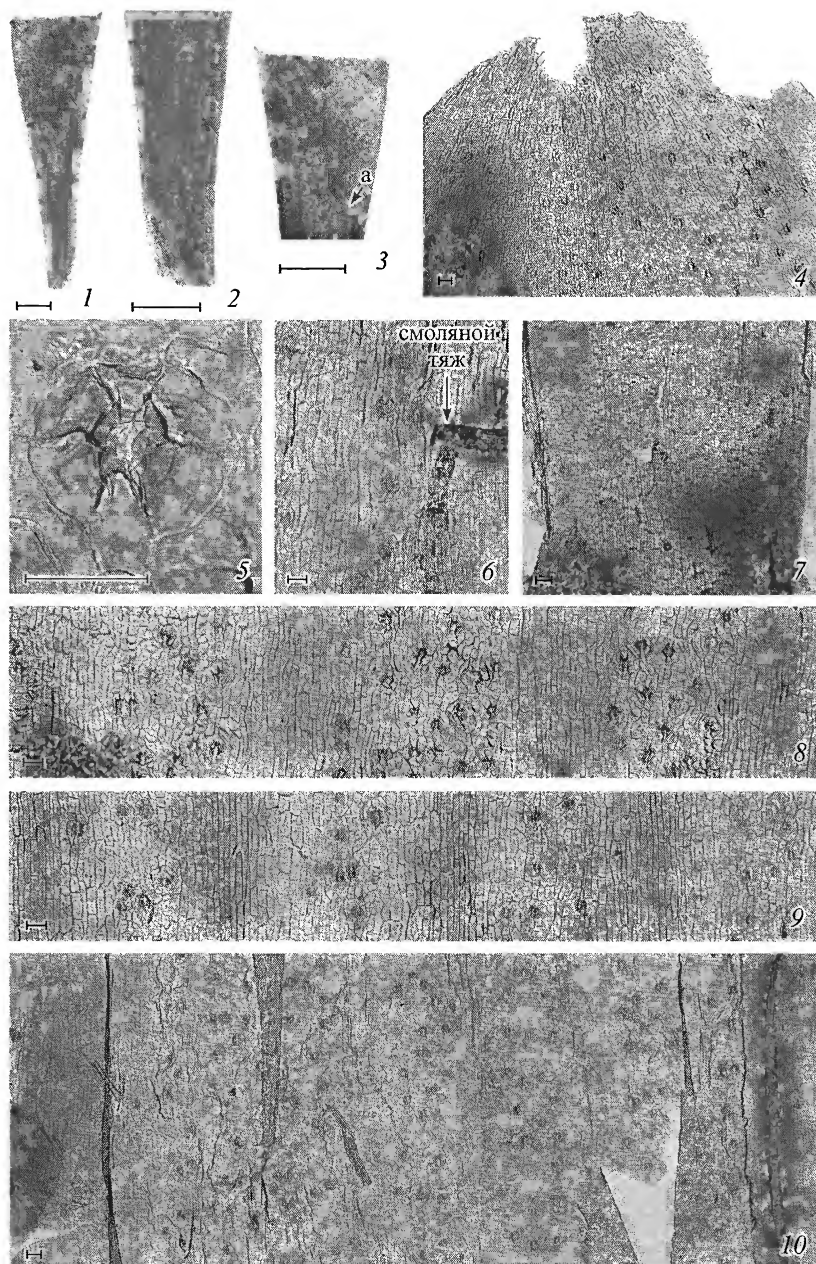


Таблица II. *Pseudotorellia gomolitzkyana* sp. nov.

1, *6*, *7*, *10* — обр. 823/6 (голотип): *1* — фрагмент листа, *6* — остатки смоляного тяжа под устьичной полосой, *7* — нижний эпидермис около основания листа, *10* — полный разворот нижнего эпидермиса; *2*, *3*, *5*, *8* — обр. 823/3: *2* — фрагмент основания листа с дихотомирующими жилками, *3* — тот же лист (*а* — место дихотомирования жилки), *5* — устьице, *8* — фрагмент нижнего эпидермиса; *4*, *9* — обр. 823/16: *4* — нижний эпидермис верхушки листа, *9* — фрагмент нижнего эпидермиса. Масштабные линейки: *1*—*3* — 1 мм; *4*—*10* — 50 мкм.

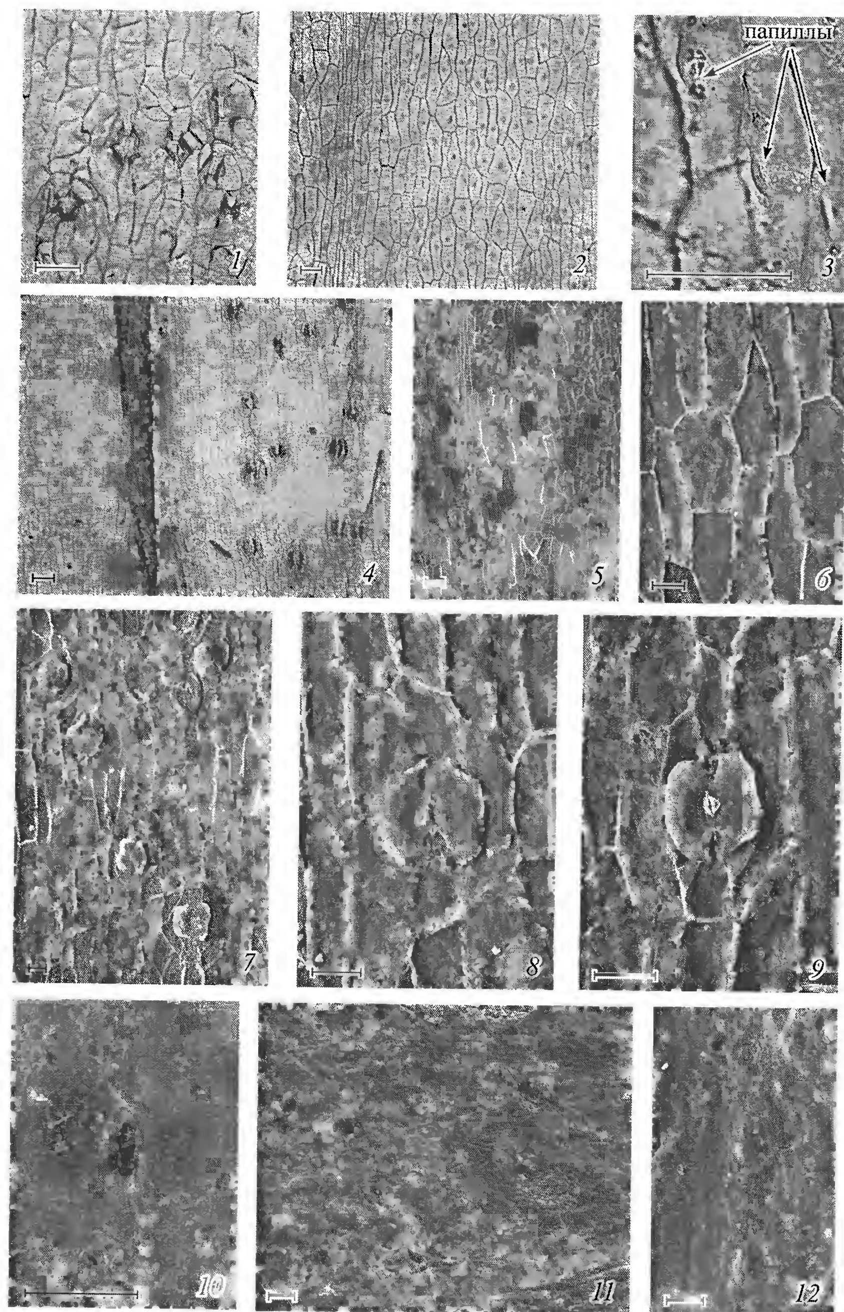


Таблица III. *Pseudotorellia gomolitzkyana* sp. nov.

1 — устьица, обр. 823/3. *2*, *5—8*, *11* — обр. 823/16: *2* — верхний эпидермис; *5*, *6* — клетки верхнего эпидермиса, СЭМ, изнутри; *7* — устьица, СЭМ, изнутри; *8* — устьице, СЭМ, изнутри; *11* — папиллы на нижнем эпидермисе, СЭМ, снаружи. *3*, *4*, *9*, *10*, *12* — обр. 823/6 (голотип): *3* — папиллы на верхнем эпидермисе; *4* — фрагмент верхнего (слева) и нижнего (справа) эпидермиса у сгиба листа; *9* — устьице, СЭМ, изнутри; *10* — устьице, СЭМ, снаружи; *12* — папиллы на верхнем эпидермисе, СЭМ, снаружи. Масштабные линейки, мкм: *1—5* — 50, *6—12* — 20.

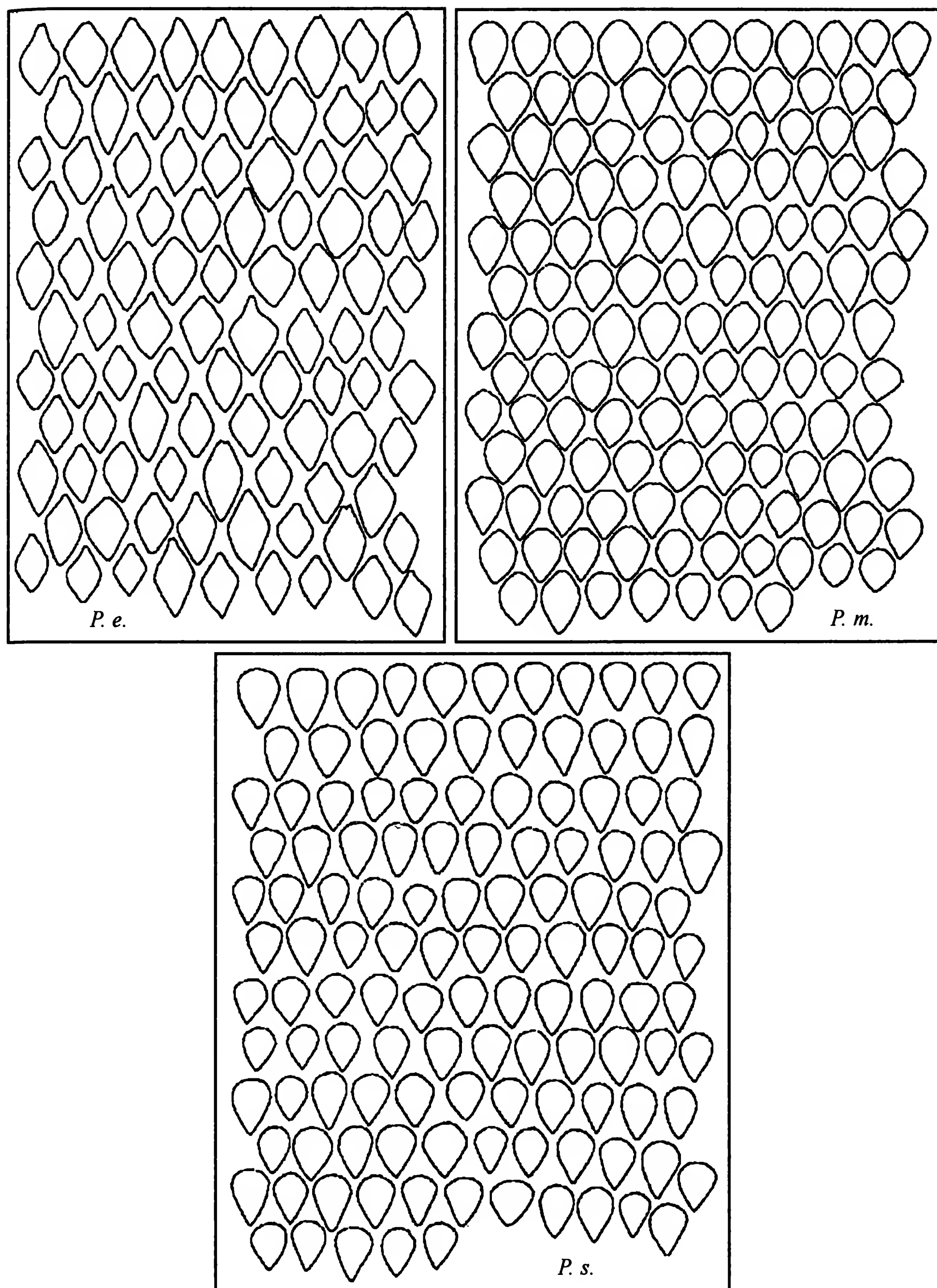
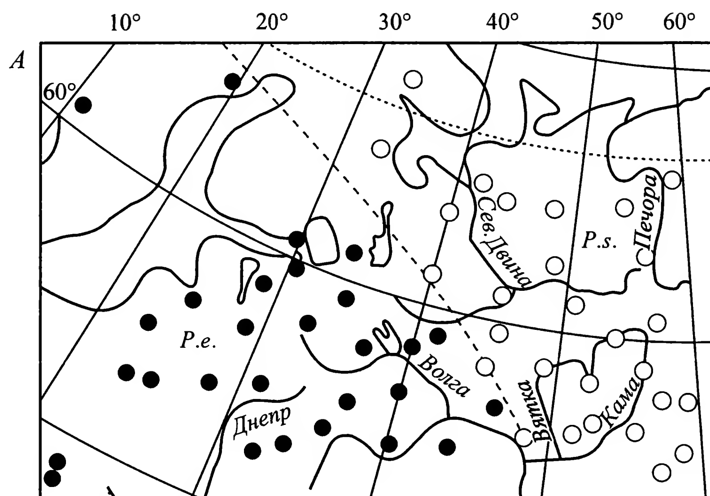
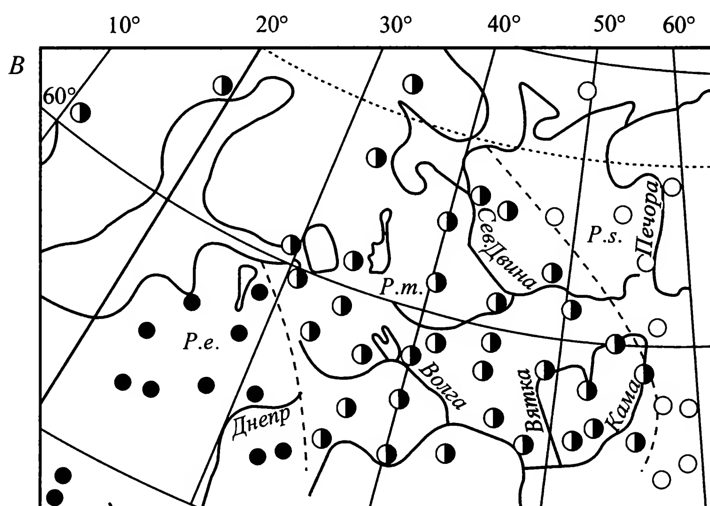
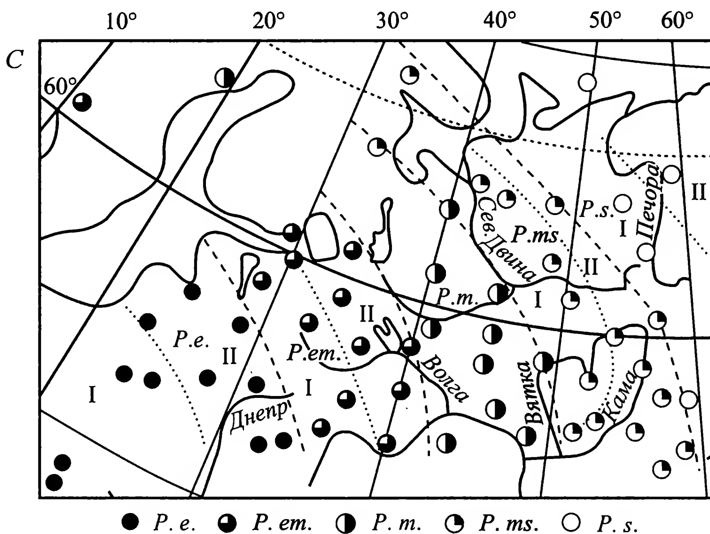


Рис. 1. Форма семенных чешуй ели.

Picea europaea (*P. e.*) — Украинское Закарпатье, *P. medioxima* (*P. m.*) — окрестности г. Коноша в Архангельской обл., *P. sibirica* (*P. s.*) — окрестности г. Олекминска в Республике Саха.







● *P. e.* ◕ *P. em.* ◑ *P. m.* ◔ *P. ms.* ○ *P. s.*

При 3-классной градации (по средним показателям C_p и C_n) оказывается, что западные популяции, находящиеся примерно до линии Чудское озеро (Струги Красные), Новосокольники, Смоленск, Брянск, относятся к форме *P. e.*, а расположенные восточнее линии пос. Кослан (Республика Коми), Ныроб, Чусовой (Пермский край), Красный Ключ (Башкортостан), относятся к форме *P. s.* На обширном пространстве между этими линиями популяции относятся к форме *P. m.* (рис. 2, *B*).

При 5-классной градации (по средним показателям C_n и C_p) популяции, естественно, разделяются на 5 групп (рис. 2, *C*). Группы промежуточных популяций (*P. em., P. m., P. ms.*) и соответственно географическое положение групп популяций елей европейской (*P. e.*) и сибирской (*P. s.*) находятся почти в тех же границах, как и при 3-классной градации. Таким образом, популяционно-расовая структура елей европейской и сибирской по средним показателям (C_p и C_n) формы семенных чешуй оказывается следующей:

— при 2-классной градации популяций — *P. e.* (*Picea europaea*) и *P. s.* (*Picea sibirica*);

— при 3-классной градации популяций — *P. e.* (*Picea europaea*), *P. m.* (*Picea medioxima*) и *P. s.* (*Picea sibirica*);

— при 5-классной градации популяций — *P. e.* (*Picea europaea*), *P. me.* (*Picea medioxima-eropaea*), *P. m.* (*Picea medioxima*), *P. ms.* (*Picea medioxima-sibirica*) и *P. s.* (*Picea sibirica*).

Общий характер географической дифференциации популяций направлен с юго-запада на северо-восток, а положение условных границ районов (по наибольшей величине градиента изменения признака) свидетельствует о таком же векторе (юго-запад—северо-восток) феногенетической трансформации популяций.

Первая группа (условно) популяций (*P. e.*) располагается в западной части региона до линии между Чудским озером и верхним течением р. Оки (рис. 2, *C*). Вторая (*P. em.*) располагается к северо-востоку от первой до условной границы между южной частью Онежского озера, восточной (частью) Рыбинского водохранилища и далее к месту между городами Муром и Арзамас до южной границы ареала. Третья группа (*P. m.*) «абсолютно» промежуточных популяций располагается далее к северо-востоку. Условная (восточная) граница ее проходит от места несколько южнее г. Кемь (в Карелии) к Северной Двине и далее к нижнему течению Камы. Четвертая группа (*P. ms.*) располагается еще далее к северо-востоку и занимает, по-видимому, большую часть ареала ели на Кольском п-ове; далее условная граница проходит вдоль р. Мезень к западным склонам Урала. Пятая группа (*P. s.*) занимает всю остальную территорию к северу и к востоку от предыдущей группы.

Первая (*P. e.*) и пятая (*P. s.*) группы представляют ели европейскую и сибирскую (Правдин, 1975; Соколов и др., 1977) соответственно. Популяции второй (*P. em.*), третьей (*P. m.*) и четвертой (*P. ms.*) групп занимают промежуточное положение не только по форме семенных чешуй, но и по многим другим признакам (Попов, 1999). Эти популяции, относимые к гибридным (Бобров, 1974, 1978; Правдин, 1975; Попов, 1996; Коропачинский, Милютин 2006) или финской ели (*Picea* × *fen-*

Рис. 2. Разделение популяций ели европейской, сибирской и «промежуточной» на группы по результатам дискриминантного анализа при 2 (*A*)-, 3 (*B*)- и 5 (*C*)-классной градации.

A (*P. e.* — *Picea europaea* и *P. s.* — *P. sibirica*); *B* (*P. e.* — *Picea europaea*, *P. m.* — *P. medioxima*, *P. s.* — *P. sibirica*); *C* (*P. e.* — *Picea europaea*, *P. em.* — *P. europaea-medioxima*, *P. m.* — *P. medioxima*, *P. ms.* — *P. sibirica-medioxima*, *P. s.* — *P. sibirica*).

nica (Regel) Kom.) (Pravdin, Rostovtsev, 1979), по существу, образуют промежуточную форму ели европейской и сибирской.

Хотя разделение популяций с помощью дискриминантного анализа достаточно объективно, однако и выделяемые группы все же неоднородны, например, по частоте фенотипов в популяциях. Каждую из этих групп (кроме группы *P. m.*) можно разделить еще и на районы популяций (табл. 2; рис. 3). Популяционно-географическая структура ареала елей европейской, сибирской и «промежуточной» оказывается следующей.

Группа популяций ели европейской (*P. e.*):

— район I «чистых» (без генетического влияния ели сибирской) популяций ели европейской;

— район II переходных (гибридизированных, т. е. с участием гибридных форм) популяций ели европейской.

Группа промежуточных «гибридных» популяций ели европейской (*P. em.*):

— район I;

— район II.

Группа промежуточных («гибридных») популяций (*P. m.*, как промежуточные популяции между *P. em.* и *P. ms.*) елей европейской и сибирской.

Группа промежуточных «гибридных» популяций ели сибирской (*P. ms.*):

— район I;

— район II.

Группа популяций ели сибирской (*P. s.*):

— район I переходных (гибридизированных, т. е. с участием гибридных форм) популяций ели сибирской;

— район II «чистых» (без генетического влияния ели европейской) популяций ели сибирской.

В популяциях района I группы *P. e.* имеется абсолютное (в среднем до 90 %) преобладание особей формы *P. e.* и до 10 % особей формы *P. s.* Особей остальных форм здесь нет. Средний балл формы семенных чешуй здесь равен 1.1. В районе II этой же группы также больше (в среднем 61 %) особей формы *P. e.* Особей формы *P. em.* здесь в среднем 35 % и единично встречаются особи формы *P. m.* и *P. ms.* Средний балл формы чешуи равен 1.4. Отсюда видно, насколько различаются популяции по районам данной группы. В среднем по группе *P. e.* особей форм *P. e.* 72, *P. em.* 25, *P. m.* 3 %. Средний балл 1.3.

В районе I группы *P. em.* преобладают (в среднем 50 %) особи этой же формы, особей формы *P. e.* — 31—32, *P. m.* — 15—16, *P. ms.* — 3 %, *P.s.* — нет. Средний балл формы чешуи здесь равен 1.9. В районе II особей формы *P. e.* 14, *P. em.* — 45, *P. m.* — 30, *P. ms.* — 10 и *P. s.* — 1 %. Средний балл равен 2.4. Здесь в районах I и II частота особей формы *P. em.* примерно одинакова (50 и 45 %), а по числу других форм различия весьма существенные. В среднем по группе *P. em.* особей форм *P. e.* — 22, *P. em.* — 47, *P. m.* — 24, *P. ms.* — 6 и *P. s.* — около 1 %. Средний балл 2.2.

В группе *P. m.* заметной географической динамики в структуре популяций не просматривается. Особей формы *P. e.* и *P. s.* в среднем только 3—4 %. Частота особей форм *P. em.* (29 %), *P. m.* (35 %), *P. ms.* (29 %) примерно одинакова. Средний балл формы чешуи равен 3.0.

В районе I группы *P. ms.* оказывается существенный сдвиг в сторону ели сибирской: особей этой же формы (*P. ms.*) в среднем 40 %, формы *P. m.* и *P. s.* почти одинаковое число (24—25 %). Особей формы *P. em.* в среднем 11 %, а формы *P. e.* практически нет. Средний балл формы чешуи равен 3.8. В районе II этой же

ТАБЛИЦА 2

Фенотипическая структура популяций ели в европейско-сибирской части ареала

№	Группа популяций, район, пункт	Число особей, шт.	Частота фенотипов, %										
			при 2-классной градации		при 3-классной градации			при 5-классной градации					
			P. e.	*P. s.*	*P. e.*	*P. m.*	*P. s.*	*P. e.*	*P. em.*	*P. m.*	*P. ms.*	*P. s.*	*I. f.*
	P. e. I												
1	Рахов	370	100	—	99	1	—	96	4	—	—	—	1.0
2	Ивано-Франковск	100	100	—	97	3	—	94	6	—	—	—	1.1
3	Беловежская Пуща	193	100	—	91	9	—	81	19	—	—	—	1.2
4	Ганцевичи	178	100	—	96	4	—	91	9	—	—	—	1.1
	Среднее по району *P. e.* I		100	—	96	4	—	90	10	—	—	—	1.1
	P. e. II												
5	Толочин	215	100	—	78	22	—	70	30	—	—	—	1.3
6	Друскининкай	118	98	2	70	30	—	63	31	6	—	—	1.4
7	Рига	112	98	2	74	26	—	61	32	7	—	—	1.5
8	Унеча	200	100	—	73	27	—	65	35	—	—	—	1.3
9	Брянск (Дятьково)	160	100	—	74	26	—	63	35	2	—	—	1.4
10	Смоленск	140	97	3	60	40	—	56	39	4	1	—	1.5
11	Новосокольники	100	98	2	67	33	—	50	41	7	2	—	1.6
	Среднее по району *P. e.* II		99	1	71	29	—	61	35	4	1	—	1.4
	Среднее по группе *P. e.*		99	1	80	20	—	72	25	3	—	—	1.3
	P. em. I												
12	Струги Красные	200	96	4	50	50	—	41	44	13	2	—	1.8
13	Обнинск	150	95	5	48	52	—	42	39	17	1	—	1.8
14	Валдай	134	89	11	44	56	—	40	45	10	5	—	1.8
15	Москва	376	91	9	34	66	—	25	48	24	3	—	2.0

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№	Группа популяций, район, пункт	Число особей, шт.	Частота фенотипов, %										
			при 2-классной градации		при 3-классной градации			при 5-классной градации					
			P. e.	*P. s.*	*P. e.*	*P. m.*	*P. s.*	*P. e.*	*P. em.*	*P. m.*	*P. ms.*	*P. s.*	*I. f.*
16	Муром	106	92	8	31	66	3	21	56	17	4	—	2.1
17	Тронхейм (Норвегия)	100	95	5	27	73	—	19	66	12	3	—	2.0
	Среднее по району *P. em.* I		93	7	39	60	1	32	50	15	3	—	1.9
	P. em. II												
18	Выборг	208	82	18	25	75	—	22	44	25	9	—	2.2
19	Лисино	76	88	12	21	78	1	9	53	29	9	—	2.4
20	Сонково	140	73	27	24	72	4	23	34	32	8	3	2.3
21	Чагода	87	80	20	17	82	1	13	57	25	5	—	2.2
22	Ладва	175	77	23	14	83	3	11	39	38	10	2	2.5
23	Данилов	150	78	22	9	88	3	6	49	32	12	1	2.5
24	Иваново	210	74	26	15	83	2	11	42	32	14	1	2.5
	Среднее по району *P. em.* II		79	21	18	80	2	14	45	30	10	1	2.4
	Среднее по группе *P. em.*		85	15	28	71	1	22	47	24	6	1	2.2
	P. m.												
25	Арзамас	200	65	35	13	84	3	7	43	34	15	1	2.6
26	Швеция (Лулео)	86	52	48	7	90	3	3	34	28	34	1	3.0
27	Солигалич	135	64	36	3	93	4	2	34	47	17	—	2.8
28	Шаранга	100	72	28	3	94	3	1	40	44	13	2	2.8
29	Коноша	130	50	50	5	86	9	4	29	32	33	2	3.0
30	Никольск	130	49	51	4	86	10	3	26	36	31	4	3.1
31	Шарья	200	52	48	6	82	12	3	24	36	30	7	3.1
32	Обозерский	220	41	59	1	86	13	2	19	36	33	10	3.3
33	Ядриха	107	30	70	2	80	18	2	16	27	45	10	3.4
34	Киров	150	36	64	3	85	12	2	21	36	35	6	3.2
	Среднее по группе *P. m.*		51	49	5	86	9	3	29	35	29	4	3.0

	P. ms. I												
35	Кемь	160	38	62	2	73	25	2	17	28	36	17	3.5
36	Афанасьево	300	21	79	—	77	23	—	11	29	46	14	3.6
37	Усть-Пинега	200	24	76	1	66	33	—	12	27	39	22	3.7
38	Карпогоры	250	25	75	1	65	34	—	14	22	42	22	3.7
39	Микунь	100	19	81	1	59	40	—	8	25	35	32	3.9
40	Сыктывкар	210	18	82	—	61	39	—	9	22	40	29	3.9
41	Гайны	100	18	82	3	50	47	—	10	27	34	29	3.8
42	Можга	150	22	78	1	66	33	1	10	20	47	22	3.8
	Среднее по району *P. ms.* I		23	77	1	65	34	—	11	25	40	24	3.8
	P. ms. II												
43	Ижевск	150	17	83	1	58	41	1	5	22	40	32	4.0
44	Березники	400	12	88	—	58	42	—	5	21	43	31	4.0
45	Апатиты	124	11	89	1	44	55	—	7	10	36	47	4.2
46	Кослан	100	8	92	—	43	57	—	7	7	44	42	4.2
47	Ныроб	170	9	91	—	38	62	—	3	5	40	52	4.4
48	Чусовой	700	6	94	—	44	56	—	1	12	48	39	4.2
49	Арибашево	100	12	88	—	52	48	—	1	16	49	33	4.1
50	Красный Ключ	100	7	93	—	43	57	—	2	16	43	41	4.2
51	Нязепетровск	100	7	93	—	43	57	—	0	15	42	42	4.3
	Среднее по району *P. ms.* II		11	89	—	47	53	—	3	14	43	40	4.2
	Среднее по группе *P. ms.*		17	83	1	55	44	—	8	19	41	32	4.0
	P. s I												
52	Ухта	100	5	95	—	21	79	—	2	6	17	74	4.6
53	Троицко-Печорск	80	7	93	—	20	80	—	—	4	17	79	4.7
54	Теплая Гора	100	2	98	—	33	67	—	2	2	32	64	4.6
55	Кытлым	170	3	97	—	16	84	—	—	8	29	63	4.6
56	Екатеринбург	100	1	99	—	18	82	—	—	6	20	74	4.7
57	Тюмень	1042	3	97	—	21	79	—	—	3	30	67	4.6

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№	Группа популяций, район, пункт	Число особей, шт.	Частота фенотипов, %										
			при 2-классной градации		при 3-классной градации			при 5-классной градации					
			P. e.	*P. s.*	*P. e.*	*P. m.*	*P. s.*	*P. e.*	*P. em.*	*P. m.*	*P. ms.*	*P. s.*	*I. f.*
58	Вагай	400	2	98	—	15	85	—	—	3	21	76	4.7
59	Зеленоборск	212	1	99	—	13	87	—	2	—	26	72	4.7
60	Междуреченский	130	—	100	—	11	89	—	1	—	23	76	4.7
61	Уват	100	1	99	—	10	90	—	1	—	18	81	4.8
62	Чембакчина	150	—	100	—	16	84	—	—	—	27	73	4.7
63	Саранпауль	90	—	100	—	10	90	—	2	—	17	81	4.8
	Среднее по району *P. s.* I		2	98	—	17	83	—	1	3	23	73	4.7
	P. s. II												
64	Демьянка	200	—	100	—	5	95	—	—	—	8	92	4.9
65	Кыштовка	110	—	100	—	5	95	—	—	—	14	86	4.9
66	Печора	122	—	100	—	2	98	—	—	—	7	92	4.9
67	Овгорт	100	—	100	—	3	97	—	—	—	13	87	4.9
68	Салехард	195	—	100	—	2	98	—	—	—	6	94	4.9
69	Полноват	100	—	100	—	3	97	—	—	—	6	94	4.9
70	Октябрьское	100	—	100	—	3	97	—	—	—	6	94	4.9
71	Ханты-Мансийск	200	—	100	—	2	98	—	—	—	13	87	4.9
72	Угут	110	—	100	—	2	98	—	—	—	8	92	4.9
73	Нижневартовск	200	—	100	—	3	97	—	—	—	8	92	4.9
74	Когалым	110	—	100	—	—	100	—	—	—	5	95	5.0
75	Нумто	125	—	100	—	1	99	—	—	—	1	99	5.0
76	Надым	115	—	100	—	—	100	—	—	—	2	98	5.0
77	Уренгой	100	—	100	—	1	99	—	—	—	3	97	5.0
78	Толька	100	—	100	—	—	100	—	—	—	4	96	5.0

79	Ратта	150	—	100	—	2	98	—	—	—	4	96	5.0
80	Красноселькуп	100	—	100	—	1	99	—	—	—	5	95	5.0
81	Сидоровск	100	—	100	—	—	100	—	—	—	0	100	5.0
82	Томск	150	—	100	—	1	99	—	—	—	4	96	4.9
83	Аламбай	100	—	100	—	3	97	—	—	—	7	93	5.0
84	Красноярск	140	—	100	—	4	96	—	—	2	9	89	4.9
85	Енисейск	130	—	100	—	4	96	—	—	1	7	92	4.9
86	Подкаменная Тунгуска	170	—	100	—	3	97	—	—	—	7	93	4.9
87	Игарка	210	—	100	—	—	100	—	—	—	2	98	5.0
88	Бедоба	105	—	100	—	1	99	—	—	—	3	97	5.0
89	Бодайбо	150	—	100	—	—	100	—	—	—	3	97	5.0
90	Олекминск	125	—	100	—	1	99	—	—	—	1	99	5.0
91	Среднее по району *P. s.* II		—	100	—	2	98	—	—	—	6	94	4.9
92	Среднее по группе *P. s.*		1	99	—	7	93	—	—	1	11	88	4.9

Примечание. *P. e.*, *P. em.*, *P. m.*, *P. ms.*, *P. s.* — фенотипы; *I. f.* — индекс формы семенных чешуй. Номера (№) пунктов представлены и на рис. 3.

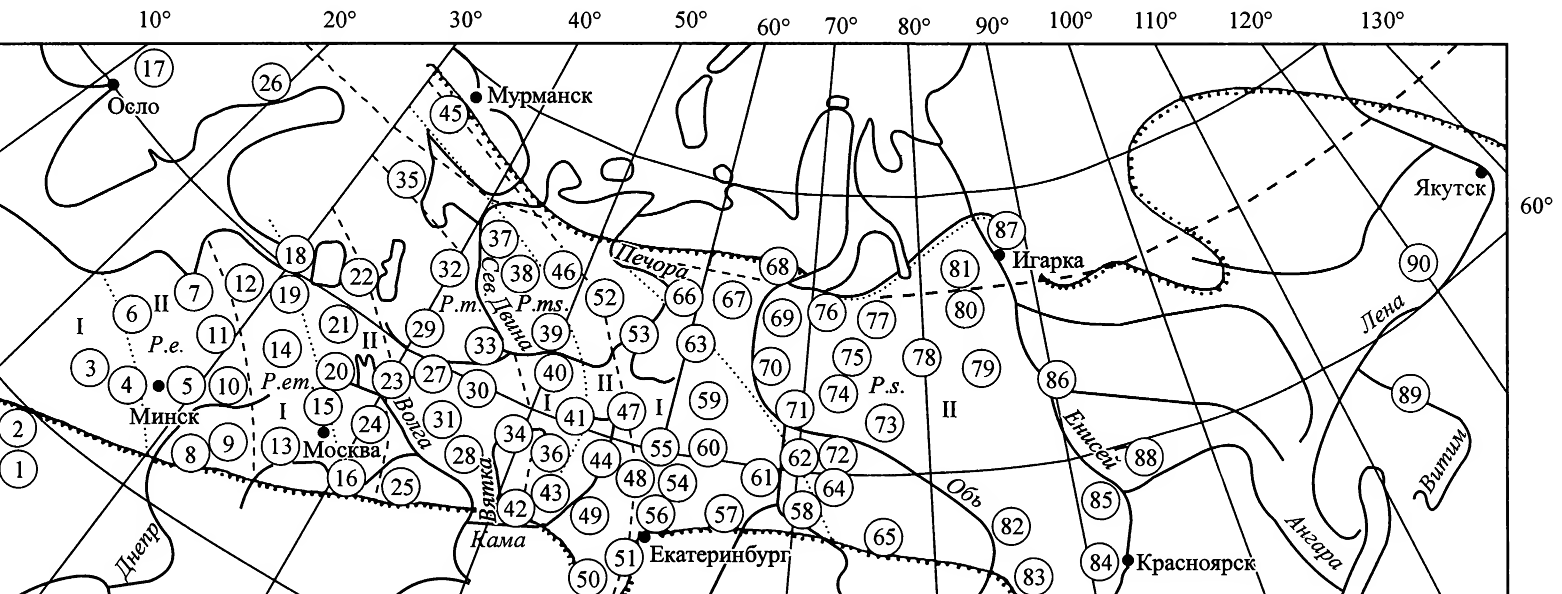


Рис. 3. Разделение групп популяций (рас) ели европейской, сибирской и «промежуточной» на районы.

P. e. — I, II; *P. et.* — I, II; *P. m.*; *P. ms.* — I, II; *P. s.* — I, II. Цифры в кружках — № пунктов сбора исходных материалов (см. табл. 2).

группы сдвиг в сторону ели сибирской выражен еще больше. Особей формы *P. ms.* почти такое же число (43 %). Особей формы *P. s.* больше (40 %), а формы *P. m.* (14 %) и *P. em.* (3 %) еще меньше. Особей формы *P. e.* здесь также нет. Средний балл равен 4.2. В среднем по группе *P. ms.* особей формы *P. ms.* — 41, *P. s.* — 32, *P. m.* — 19, *P. em.* — 8 %, *P. e.* — нет. Средний балл формы чешуи в этой группе равен 4.0.

В районе I группы *P. s.* особей формы *P. s.* почти 3/4, около 1/4 особей формы *P. ms.* и только единично (1—3 %) встречаются особи формы *P. m.* и *P. em.* Средний балл равен 4.7. В районе II этой же группы имеется абсолютное (94 %) преобладание особей формы *P. s.*, особей формы *P. ms.* в среднем 6 %, других форм нет. Средний балл равен 4.9. Популяции в этом районе по существу и представляют собой «чистую» (без генетического влияния ели европейской) ель сибирскую. В среднем по группе *P. s.* особей этой же формы (*P. s.*) 88, формы *P. ms.* — 11, формы *P. m.* — 1 %. Средний балл формы семенных чешуй здесь также равен 4.9. Таким образом, и по средней величине балла формы семенных чешуй популяции разделяются достаточно четко согласно принятой градации.

ТАБЛИЦА 3

Фенотипическая структура популяций ели по данным разных авторов

Район исследования	Автор	Частота фенотипов, %				
		P. e.	*P. em.*	*P. m.*	*P. ms.*	*P. s.*
Оз. Имандра	Щербакова (1)	0	0	0	28	72
То же	Попов (2)	0	7	10	36	47
Кемь	1	0	0	12	41	47
»	2	2	17	28	36	17
Смоленская обл.	1	13	55	32	0	0
То же	2	56	39	4	1	0
Брянская обл.	1	0	67	33	0	0
То же	1	3	84	13	0	0
» »	2	65	35	0	0	0
» »	2	63	35	2	0	0
Могилевская обл.	1	9	80	11	0	0
То же	2	70	30	0	0	0
Литва	Правдин (3)	7	59	34	0	0
»	2	63	31	6	0	0
Латвия	3	14	71	15	0	0
»	Ронис (4)	5	23	70	2	0
»	2	61	32	7	0	0
Тверская обл.	Данилов (5)	2	58	39	1	0
То же	2	23	34	32	8	3
Вологодская обл.	5	0	10	71	18	1
То же	2	3	26	36	31	4
» »	Панин (6)	0	10	46	33	11
Кировская обл.	5	0	3	42	43	12
То же	2	2	21	36	35	6
» »	5	0	0	21	61	18
» »	2	0	11	33	44	12
Ныроб	5	0	0	0	10	90
»	2	0	3	5	40	52

Примечание. Использованы опубликованные работы: М. А. Щербакова (1973), Л. Ф. Правдин (1975), Э. Я. Ронис (1972), Д. Н. Данилов (1943), В. А. Панин (1957).

С точки зрения генетики, ель в изучаемом регионе так же заметно различается, например, по частоте аллеля $Gpi^{0.80}$. В популяциях «Белорусско-Балтийского региона» она (частота) равна в среднем 10, в районе произрастания «промежуточной» ели — 27, на Урале и за Уралом (до Алтая и Красноярска) от 53.1—55.2 до 83.3—96.7 % (Гончаренко, Падутов, 2001). Частота аллеля $Gdh^{0.75}$ оказывается наибольшей в промежуточных популяциях, особенно в северных районах Карелии (Гончаренко, Падутов, 2001). В популяциях Южного Предуралья, которые могут быть отнесены к промежуточным, отмечаются снижение генетической изменчивости и повышение морфологической (Путенихин и др., 2005).

При изучении разнообразия ели в разных районах ареала на основе формы семенных чешуй все исследователи выявляли определенные географические закономерности в изменении популяций. Большой интерес представляет соответствие этих результатов, приведенным здесь данными на основе исходных форм в виде целых популяционных выборок, или популяций, принятых в качестве эталонных. Для сопоставления использованы собственные и опубликованные данные других авторов, в которых принята дифференциация особей на 5 классов. Эти классы, принятые разными авторами (Ронис, 1972; Этверк, 1974; Правдин, 1975, и др.), в основном близки к анализируемым здесь формам. Например, форме *P. e.* в значительной мере соответствует форма *acuminata,* форме *P. m.* соответствует форма *fennica,* форме *P. s.* — форма *obovata,* форме *P. em.* — форма *abies* (или *europaea*), форме *P. ms.* — форма *fennica-obovata.* Группы форм, выделенных Д. Н. Даниловым (1943) по величине угла заостренности верхней части чешуи (30, 60, 90, 120, 150°), примерно соответствуют указанным формам.

Результаты исследований других авторов весьма существенно различаются с данными, полученными на основе дискриминантного анализа (табл. 3). Особенно велики отличия от данных, полученных на основе описательного приема форм. Кажется удивительным, что относительно большее совпадение оказывается с данными Д. Н. Данилова (1943), хотя угол заостренности чешуи им определялся визуальным путем. Несовпадение или несоответствие данных других авторов с данными на основе «форм популяций» (дискриминантного анализа) не означает, что первые неверны, просто они получены при использовании другого методического приема исследования структуры популяций. Но все же они весьма различаются и между собой даже для одних и тех же районов, поскольку включают значительную долю субъективности, поэтому их практически невозможно использовать для географического разделения популяций.

В целом же на всей изучаемой территории имеется относительно постепенная изменчивость популяций и особей в них с запада на восток согласно с принятыми формами (*P. e., P. em., P. m., P. ms., P. s.*), которые соответствуют не отдельным особям в популяциях, а «эталонным» популяциям. Достаточно четкая градация популяций по средним показателям (C_n и C_p) формы семенных чешуй, изменчивость их по структуре позволяют выделить районы популяций различного расового и соответствующего таксономического уровня, например видового (при 2-классной градации), подвидового (при 3-классной градации) и, возможно, популяционный уровень разновидности (при 5-классной и более градации).

Заключение

Представленная в таком виде структура елей европейской, сибирской и гибридной (промежуточной) по признаку, генетически детерминированному в высокой

степени, имеет вполне объективную основу. Выделяемые группы и районы популяций: (*P. e.* I, *P. e.* II; *P. em.* I; *P. em.* II; *P. m.*; *P. ms.* I, *P. ms.* II; *P. s.* I, *P. s.* II) географически четко дифференцированы с юго-запада на северо-восток, поэтому естественно, что ель в них различается по многим биологическим и лесоводческим признакам. Эти различия могут быть использованы для решения вопросов популяционного разнообразия, внутривидовой систематики, выделения и использования популяционного генофонда (генетических резерватов) при выращивании еловых насаждений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Пер. с англ. М., 1980. 230 с.

Арнольд Ф. К. О сибирской ели // А. Россмеслер. Лес. СПб., 1866(1867). С. 353—354.

Бакшаева В. И. Перспективы селекции ели в Карелии // Лесоведение. 1970. № 1. С. 38—45.

Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* A. Dietr. // Тр. Ин-та ЭриЖ УНЦ АН СССР. 1974. Вып. 90. С. 60—66.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Боровиков В. П. Популярное введение в программу STATISTICA. М., 1998. 267 с.

Вольф Э. Хвойные деревья и кустарники Европейской и Азиатской части СССР. Л., 1925. 173 с.

Гашев С. Н. Статистический анализ для биологов (Пакет программ «STATANS»). Тюмень, 1998. 51 с.

Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. Гомель, 2001. 197 с.

Грант В. Эволюция организмов / Пер. с англ. М., 1980. 407 с.

Данилов Д. Н. Изменчивость семенных чешуй *Picea excelsa* // Бот. журн. 1943. Т. 28. № 5. С. 191—202.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968. 405 с.

Ильинов А. А., Харин В. Н., Тренин В. В. Популяционная структура ели финской *Picea fennica* Regel в Карелии // Научные основы селекции древесных растений Севера. Петрозаводск, 1998. С. 12—24.

Кеппен Ф. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб., 1885. 634 с.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л., 1944. 245 с.

Концепция генетического улучшения лесов // Лесоведение. 1995. № 3. С. 3—7.

Коржинский С. И. Флора Востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях // Изв. Томского ун-та. 1893. Кн. 5. С. 81—299.

Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск, 2006. 223 с.

Морозов Г. П. Фенотипическая структура популяций ели обыкновенной и сибирской // Лесоведение. 1976. № 5. С. 22—29.

Панин В. А. Лесоводственные особенности форм ели средней тайги европейской части СССР // Молодые лесоводы — 40-летию Великого Октября. М., 1957. С. 48—58.

Попов П. П. Гибридная ель на северо-востоке Европы // Лесоведение. 1996. № 2. С. 62—72.

Попов П. П. Форма семенных чешуй в полусибсовом потомстве ели // Лесоведение. 1997. № 6. С. 63—66.

Попов П. П. Ель на востоке Европы и в Западной Сибири: Популяционно-географическая изменчивость и ее лесоводственное значение. Новосибирск, 1999. 169 с.

Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975. 176 с.

Путенихин В. П., Шигапов З. Х., Фарукшина Г. Г. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). М., 2005. 180 с.

Райт Дж. Введение в лесную генетику / Пер. с англ. М., 1978. 470 с.

Регель Э. Русская дендрология. 2-е изд. Вып. 1: Хвойные. СПб., 1893. 68 с.

Ронис Э. Я. Селекция ели // Лесная селекция. М., 1972. С. 28—43.

Рубнер К. Ботанико-географические основы лесоведения / Пер. с нем. Харьков, 1927. 114 с.

Соколов С. Я., Связева О. С., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. 163 с.

Сукачев В. П. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1938. 576 с.

Татаринов В. В. Сравнительный анализ фенотипической изменчивости популяций ели в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 229—238.

Теплоухов Ф. А. Известия о деятельности Лесного общества (Сообщение о коллекции еловых шишек в Лесном отделе Политехнической выставки) // Лесн. журн. 1872. Вып. 6. С. 86—91.

Щербакова М. А. Генэкология ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.) в разных лесорастительных районах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1973. 26 с.

Этверк И. Э. Разнообразие ели обыкновенной в Эстонской ССР: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Таллин, 1974. 132 с.

Юркевич И. Д., Голод Д. С., Парфенов В. И. Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР). Минск, 1971. 351 с.

Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.

Heikinheimo O. Über die Fichtenformen und ihren forstwirschaftlichen Wert. Communica-tiones ex instituto quaestionum forestalium Finlandiae, editae 2 // Kuusimuodoista je niiden metsätaloudelliesta arvosta, 1920. N 2. S. 1—102.

Khalil M. A. K. Genetics of cone morphology in white spruce (*Picea glauca*) // Canad. J. Bot. 1974. Vol. 52. N 1. P. 15—21.

Lang G. Quartäre Vegetationsgeschicte Europas: Methoden und Ergebnisse. Jena; Stuttgart; New York, 1994. 462 S.

Novacek Fr. Morfologie sisek stredomoravskeho chlumniho ekotypu smrku ztepileho (*Picea abies* (L.) Karst.) // Acta. Univ. Palack. Olomuc. Fac. Rerum natural. 1977. N 55. S. 63—79.

Pravdin L. F., Rostovtsev S. A. Norway spruce provenance experiments in the USSR // IUFRO Norway spruce meeting. S2.03.11—S2.02.11. Buharest, 1979. P. 85—99.

Priehässer G. Über den Formenkreis der Fichte in ursprünglichen Beständen des Bayerischen Waldes nach den Zapfen- und Zapfenschuppenformen // Forestgen. und Forstpflanzenzücht. 1956. Bd 5. H. 1. S. 14—22.

Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Taxonomie. Verbreitung. Morphologic Ökologie. Waldgesellschaften. Hamburg; Berlin, 1977. Bd 1. 647 S.

Teplouchoff Th. Ein Beitrag zur Kenntniss der sibirischen Fichte (*Picea obovata* Ledeb.) // Bull. Imp. Natural, de Moscou. 1868. Bd 41. H. 3. S. 244—252.

SUMMARY

Population and race differentiation of *Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb. and *P. medioxima* (intermediate or hybrid spruce) id studied by the main diagnostic trait, the shape of cone scales. Distinguished groups and regions (*P. e., P. s.; P. e., P. m., P. s.; P. e., P. em., P. m., P. ms., P. s.; P. e.* I, II; *P. em.* I, II; *P. m.; P. ms.* I, II; *P. s.* I, II) have clear geographical determination from the south-west to the north-east, and the spruces there differ by a number of biological and forestry characters. These differences may be of use in the infraspecific taxonomy, as well as when distinguishing and using population gene pool to plant spruce stands.

УДК 581.39:633.2.03 (47)(-61) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© К. В. Щукина

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЗОФИЛЬНЫХ НАСТОЯЩИХ ЛУГОВ ПОЙМЫ РЕКИ ВЯТКИ

K. V. SCHUKINA. PHYTOCOENOTIC CHARACTERISTIC OF THE MESOPHYTIC TYPICAL MEADOWS IN THE FLOODPLAIN OF THE VYATKA RIVER

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: keassociation@inbox.ru
Поступила 29.01.2009

Статья посвящена классификации некоторых злаковых лугов поймы р. Вятки с доминированием *Festuca pratensis, Agrostis tenuis, Phleum pratense, Dactylis glomerata, Deschampsia cespitosa*. Сообщества с доминированием ежи сборной объединены с луговоовсяничниками, тимофеевки луговой — с тонкополевицевыми фитоценозами, щучковые луга проанализированы отдельно. Рассматриваемые 3 группы сообществ отнесены к 4 уже описанным в литературе ассоциациям. Также выделено 3 новые субассоциации. 2 синтаксона: субасс. Sedo acris-Agrostietum tenuis phleetosum pratensis и субасс. Des-

champsio-Festucetum pratensis geranietosum pratensis являются мезофитными. В группу гигромезофитных синтаксонов входят субассоциации Deschampsio-Agrostietum tenuis caricetosum pallescentis, Deschampsio-Festucetum pratensis coronarietosum flos-cuculi и Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae alopecuretosum pratensis.

Ключевые слова: пойменная растительность, злаковые луга, флористическая классификация, доминантно-детерминантный подход, пойма р. Вятки, Кировская обл.

К мезофильным настоящим лугам отнесены луговоовсяницевые, щучковые, ежовые и тимофеевковые, а также мелкозлаковые тонкополевицевые сообщества. Описания всех рассматриваемых в статье фитоценозов сделаны сотрудниками Лаборатории растительности лесной зоны БИН им. В. Л. Комарова РАН В. И. Василевичем, Т. В. Бибиковой, Е. А. Беляевым и К. В. Щукиной в период с 1994 по 2000 г. в пойме р. Вятки и ее притоков. Для классификации этих сообществ используется доминантно-детерминантный метод (Василевич, 1995). Первоначально учитываются доминирующие виды, затем — группа видов средней константности (20—60 %), часть из которых формирует одну или несколько экологических групп. На следующем этапе для проверки равномерности распределения видов этой детерминирующей группы (групп) по совокупности описаний, объединенных общим доминантом, вычисляется критерий Кокрена (Василевич, 1985). В конечном итоге путем сравнения с приведенными в литературе аналогами определяется фитоценотическая принадлежность и ранг полученных синтаксонов.

Описаний луговых сообществ с доминированием в травостое *Festuca pratensis*[1] — 21. Все они сделаны в пойме р. Вятки и ее притоков, в центральной пойме, на плоских ровных гривах средней высоты. Мы объединили луговоовсяничные сообщества и луга с доминированием *Dactylis glomerata* (9) и рассматривали их совместно, по причине значительного количества общих видов и сходных условий произрастания.

Festuca pratensis и *Dactylis glomerata* являются показателями высокого плодородия почв (Кох, 1913; Ниценко, 1959; Матвеева, 1953; Марков, 2000) и образуют крупнозлаковые мезофильные луга (Шенников, 1941; Брундза, 1958). Совместное произрастание ежи с *Festuca pratensis* отмечают Е. П. Матвеева (1953) для территории Прибалтики и H. Passarge (1976) для Швеции и Карелии. А. А. Ниценко (1959) в пойме р. Луги описывает луга с господством ежи и тимофеевки, которые встречаются небольшими участками и представляют собой отдельные фрагменты средней зоны поймы. Здесь обильны также щучка и овсяница луговая. В. Д. Лопатин (1971) для северного Приладожья выделяет сборноежовую формацию на супесях, указывая на ее очень хорошее развитие. В пределах формации выделено 4 ассоциации, наиболее распространенная из которых злаково-разнотравная. Ассоциацию Dactyletum, правда для суходольных лугов Северо-Запада, выделяли В. И. Василевич и И. В. Сырокомская (1981). Встречена она единично, занимает небольшие площади, приурочена к богатым местообитаниям; господствуют в ней ежа, лисохвост и опять же луговая овсяница. Это относительно бедные по видовому составу сообщества.

Б. М. Миркин и В. С. Мухаметшина (1971) при классификации лугов и степей Башкирии для «преодоления неустойчивости доминирования луговых видов» вводят «группы доминирования». *Festuca pratensis* образует полидоминантную группу, включающую овсяницу луговую, ежу сборную и тимофеевку луговую. Она господствует при луговом типе увлажнения и сенокосном режиме использования.

[1] Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Асс. Deschampsio-Festucetum pratensis

Совокупность луговоовсяницевых сообществ поймы р. Вятки отнесена к асс. Deschampsio-Festucetum pratensis Mirkin et al., 1986. Дифференциальными видами являются: *Equisetum arvense, Cirsium setosum, Carum carvi, Dactylis glomerata, Potentilla heidenreichii* (табл. 1). Подобная ассоциация была описана В. В. Туганаевым с соавторами (1986а, б) как раз в поймах рек Вятки и Чепцы для территории Удмуртии. Авторы

ТАБЛИЦА 1

Ассоциации злаковых лугов поймы р. Вятки

Ассоциация	Sedo acris-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Festucetum pratensis				Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae	
Субассоциация	phleetosum pratensis		caricetosum pallescentis		coronarietosum flos-cuculi		geranietosum pratensis		alopecuretosum pratensis	
Число описаний	38		13		10		19		12	
Festuca pratensis	2	79	6	69	25	90	26	90	4	50
Agrostis tenuis	22	95	18	77	3	80	2	37	3	50
Phleum pratense	6	79	12	92	5	90	7	90	4	75
Poa pratensis	1	26	1	23	2	50	2	74	3	75
Vicia cracca	1	61	3	77		80	2	84	1	83
Taraxacum officinale	1	61	2	77		70	4	84	3	67
Achillea millefolium	5	92	6	100	4	80	4	74	1	42
Leucanthemum vulgara	4	87	6	92	2	70	3	63		33
Lathyrus pratensis	1	58	2	77		60	1	63	2	67
Galium boreale	1	47	2	77	2	70		32		42
Geranium pratense	1	58	1	54		50	2	58	1	33
Galium mollugo	2	92	1	77	4	80	2	58	3	50
Equisetum arvense		24		8		40	1	53		8
Dactylis glomerata		24		8	7	40	10	53		33
Carum carvi		18		8			2	63	2	23
Cirsium setosum		8		8		10	1	32		
Potentilla heidenreichii		11				20		21		
Trifolium repens	2	61	5	92	4	60		47	3	50
Stellaria graminea	1	76		54	1	50		58		58
Pimpinella saxifraga	3	76	5	54	1	70	2	32		17
Potentilla argentea	1	52		31		20		26		17
Campanula glomerata	1	40		31		10				8
Cerastium cespitosum		26		15		30		21		
Trifolim pratense	3	71	2	46	1	50	1	47	1	42
Rumex thyrsiflorus	2	68	3	46	1	30	1	53	1	42
Filipendula ulmaria		8	1	31	1	80		11		42
Deschampsia cespitosa	1	18	4	100	4	60	1	26	42	100
Ranunculus acris	2	37	1	77		80		47	3	75
Veronica longifolia		18	1	62	2	90		21	1	58
Lysimachia nummularia		8	4	62	2	50		16	3	50
Ranunculus fallax		11		54		20		5	1	33
Alopecurus pratensis		21	3	54	1	50		32	7	75
Carex vulpina				15		20			1	58
Potentilla anserina		18		31		20	1	26	2	50
Cirsium setosum		8		8		20		16		58

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциация	Sedo acris-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Festucetum pratensis				Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae	
Субассоциация	phleetosum pratensis		caricetosum pallescentis		coronarietosum flos-cuculi		geranietosum pratensis		alopecuretosum pratensis	
Число описаний	38		13		10		19		12	
Elytrigia repens		26		23		30			1	50
Ranunculus repens								5	6	42
Carex pallescens		5		39		10		5		
Prunella vulgaris		40	6	69		50	1	37		33
Thalictrum minus		24	2	62	2	30		11		8
Viola canina		24	2	62		30		11		8
Ranunculus polyanthemos	1	37	2	77	1	30		16	2	33
Glechoma hederacea		13	1	31	1	60		16	2	42
Geum rivale	1	3		8		40		5		8
Rumex acetosa		8	1	46	2	70		16		17
Ranunculus auricomus		13		23		40		32		17
Potentilla goldbachii		26		46		20		16		8
Dianthus deltoides		37		46		50				
Hypericum maculatum		45		46	2	60		26		17
Carex praecox		26	1	39	1	30		11		8
Allium angulosum		18		31	1	40		11		25
Trifolium medium	1	37	2	54	1	40	1	21		17
Hieracium prenanthoides	1	26		31		20				8
Inula salicina	2	24	1	46	1	20				
Festuca rubra	2	34	1	54		20		11	1	8
Plantago media	1	55	2	62		30	1	21		17
Heracleum sibiricum		21		31	1	10	1	47		25
Plantago lanceolata		24		23		40		11		
Veronica chamaedrys	1	37		39	1	60		32	1	25
Bromopsis inermis		13		23		20	1	21		8
Campanula patula		24		15		30		16		17
Luzula multiflora		32		46		30		5		17
Equisetum arvense		24		8		40	1	53		8
Dianthus superbus		40		23				5		
Polygala vulgaris		21		39		10		5		
Agrostis gigantea			3	23	1	10	5	37		
Talictrum flavum				23						17
Rumex acetosella	1	18		31				5		
Arctium tomentosum		5						26		
Rosa majalis		26		31	1	40				8
Solidago virgaurea		16		18		30				
Alchemilla monticola	2	24		23	5	30		11		17
Rhinanthus vernalis		24	3	31		20		11		8
Coronaria flos-cuculi		13		15		10		11		33
Alchemilla hirsuticaulis		5		8	4	20	1	11	1	17
Chaerophyllum bulbosum		8		15		20		5		
Barbarea vulgaris		5		15				16		17
Anthoxanthum odoratum		16		15		10				
Plantago major		13				20		21	1	42
Rumex confertus		5		8				32		8
Poa angustifolia		18		23						

Ассоциация	Sedo acris-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Festucetum pratensis				Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae	
Субассоциация	phleetosum pratensis		caricetosum pallescentis		coronarietosum flos-cuculi		geranietosum pratensis		alopecuretosum pratensis	
Число описаний	38		13		10		19		12	
Alchemilla sarmatica	1	13		8						8
A. baltica	1	13		23						8
Sanguisorba officinalis		8		23						8
Hieracium umbellatum		8		8		10				8
Tanacetum vulgare		21		15				5		
Viscaria viscosa		16		15				5		
Fragaria viridis		16		23						
Sedum purpureum		13		15		10				
Leontodon autumnalis		11		23		10				
Anthriscus sylvestris		5		15		10	1	11		
Cichorium intybus		8		8		10	1	11		
Fragaria vesca		3		8		20				
Rubus saxatilis		3		8		10				
Eleocharis palustris									2	17
Phalaroides arundinacea									1	17
Ptarmica cartillaginea										17
Carex cespitosa										17
C. acuta										17
Coenolophium denudatum		8								8
Trollius europaeus						5				8
Artemisia vulgaris						10		11		
Silene dichotoma		5				20		11		
Stellaria hebecalyx		3				10		5		
Leontodon hispidus		11				20				
Vicia sepium		3		31				5		
Equisetum pratense		18		15						
Erigeron acer		15		8						
E. canadensis		3		15						
Sedum acre		8								

Примечание. Числа в столбцах слева — среднее проективное покрытие, %; справа — постоянство, %.

приводят ее как наиболее распространенную ассоциацию настоящих лугов южной части лесной зоны. Причем в Удмуртии она не имеет широкого распространения, при движении же к северу роль луговоовсяничников усиливается (Туганаев, 1967). Сообщества ее произрастают на богатых почвах центральной поймы при некотором ослаблении режима поемности и аллювиальности. Преобладают по встречаемости и проективному покрытию *Festuca pratensis, Alopecurus pratensis, Lathyrus pratensis, Agrostis gigantea.* Дифференциальных видов ассоциации авторы не приводят.

Субасс. Deschampsio-Festucetum pratensis coronarietosum flos-cuculi

Для деления всей совокупности описаний луговоовсяницевых лугов была выбрана дифференциальная группа видов, диагностирующая более гигромезоморфные местообитания: *Filipendula ulmaria, Ranunculus acris, Deschampsia cespitosa,*

Veronica longifolia и *Lysimachia nummularia.* Совокупность описаний разделилась на 2 группы (что подтвердило вычисление критерия Кокрена) из 19 и 10 описаний. Группа дифференциальных гигромезофитов встречается с частотой от 50 до 90 % в группе из 10 сообществ. Эта совокупность описаний луговоовсяничников может быть отнесена к субасс. Deschampsio-Festucetum pratensis coronarietosum flos-cuculi Khaziahmetov et al. 1986. В сообществах данной субассоциации в пойме р. Вятки высока встречаемость злаков: *Agrostis tenuis* и *Phleum pratense.* Велика константность *Rumex acetosa, Galium mollugo, G. boreale, Glechoma hederaceae, Geum rivale, Ranunculus auricomus*, особенно в сравнении с другими луговоовсяничниками поймы р. Вятки.

Такие виды, как *Dianthus deltoides, Hieracium prenanthoides, Inula salicina, Carex vulpina, Rosa majalis, Solidago virgaurea* в остальных сообществах *Festuca pratensis* в пойме р. Вятки не встречены совсем.

В. В. Туганаев с соавт. (1986а, б) приводят 2 субассоциации асс. Deschampsio-Festucetum pratensis: coronarietosum flos-cuculi Khaziahmetov et al. 1986 и geranietosum pratensis Mirkin et al. 1986. Из дифференциальных видов субасс. coronarietosum flos-cuculi авторы указывают среди прочего *Geum rivale, Ranunculus auricomus, Festuca rubra, Stellaria graminea, Coronaria flos-cuculi.* В сообществах данной субассоциации много высококонстантных мезогигрофильных видов, обильных и у нас: *Filipendula ulmaria, Deschampsia cespitosa, Ranunculus acris, Lysimachia nummularia, Carex vulpina.* И хотя некоторые из вышеперечисленных видов встречаются в овсяничниках поймы р. Вятки единично (*Coronaria flos-cuculi, Festuca rubra* и др.), между этими ассоциациями больше общих черт, чем различий.

E. Hadač (1969) в Татрах описывает асс. Alchemillo-Festucetum pratensis. В ней содоминируют *Festuca pratensis, Alchemilla monticola* и *Agrostis tenuis.* Здесь гигромезофиты (*Geum rivale, Ranunculus repens*) соседствуют с видами, тяготеющими к более возвышенным частям поймы (*Carum carvi, Cerastium cespitosum*). Заметим, что в выделенной нами субасс. coronarietosum flos-cuculi *Alchemilla monticola* достаточно обильна и демонстрирует наибольшую в исследованных злаковых сообществах константность.

Сходную асс. Festucetum pratensis описывают в поймах рек на территории Венгрии и Чехословакии M. Kovács и J. Máthé (1967), относя ее к союзу Agrostion. Помимо доминанта *Festuca pratensis* в ней обильны *Alopecurus pratensis, Ranunculus acris, Coronaria flos-cuculi, Deschampsia cespitosa* и др.

Субасс. Deschampsio-Festucetum pratensis geranietosum pratensis

Более представительная группа описаний (19) отнесена к субасс. Deschampsio-Festucetum pratensis geranietosum pratensis Mirkin et al. 1986. Дифференциальная группа видов влажнолугового разнотравья здесь представлена слабо. В эту субассоциацию практически полностью попали описания сообществ с доминированием ежи сборной. Дифференциальные виды те же, что и для ассоциации: *Dactylis glomerata* и *Carum carvi.* Но характерными видами можно считать и *Poa pratensis, Rumex confertus, Agrostis gigantea.* Их встречаемость и проективное покрытие здесь максимальны, причем не только в луговоовсяничниках, но и во всех рассматриваемых злаковых лугах. К тому же *Carum carvi* и *Rumex confertus* во влажноразнотравной луговоовсяницевой субассоциации не встречаются. Данную субассоциацию описывает В. В. Туганаев с соавт. (1986а, б) в поймах рек Вятки и Чепцы. Дифференциальными видами субасс. geranietosum pratensis в этом случае являются *Gera-*

nium pratense, Poa pratensis, Rumex confertus, Bromopsis inermis, Dactylis glomerata, Carum carvi. Встречаемость перечисленных видов в субасс. geranietosum pratensis велика. В случае с описанными нами мезофильными луговоовсяничниками несколько ниже классы постоянства всех вышеназванных видов, но тем не менее тенденция сохраняется. Еще одной особенностью выделенной нами в пойме р. Вятки субасс. geranietosum pratensis является значительное участие в травостое видов рудеральных. Уже названный *Rumex confertus,* а также чрезвычайно обильные *Taraxacum officinale, Rumex thyrsiflorus, Heracleum sibiricum, Arctium tomentosum* демонстрируют максимальную константность именно здесь. Данное обстоятельство может свидетельствовать как об усиленном хозяйственном использовании этих лугов, так и об активном паводковом процессе, поскольку именно с полыми водами на луга поймы заносятся сорные и рудеральные виды.

Отчасти описанная нами субасс. Deschampsio-Festucetum pratensis geranietosum pratensis сходна с асс. Caro-carvi-Festucetum pratensis Bulokhov 90 (Булохов, 1990б, 1991). Дифференциальными видами последней являются *Deschampsia cespitosa, Festuca rubra, F. pratensis, Carum carvi, Medicago lupulina.* Первые 4 вида согосподствуют вместе с *Agrostis tenuis.* Обильны также *Phleum pratense, Trifolium repens* и *T. pratense.* С. И. Зарубин (1970) в пойме р. Чепцы (притока р. Вятки) на свежих почвах мелкого механического состава сенокосного режима использования выделяет ассоциацию с господством *Festuca pratensis* и обильными *Deschampsia cespitosa* и *Ranunculus acris.*

A. Španiková и M. Zaliberová (1982) для Попрадского бассейна (ЧССР) приводят асс. Festucetum pratenis Soo 1938. Она была одной из первых луговоовсяницевых ассоциаций, выделенных в ходе их флористической классификации (Blažková, 1988; Shelyag-Sosonko et al., 1987). *Festuca pratensis* является здесь доминантом и дифференциальным видом ассоциации одновременно. *Dactylis glomerata* и *Carum carvi* — виды с высоким постоянством — также входят в группу дифференциальных. Авторы затруднились с определением принадлежности данной ассоциации к определенному порядку, отметив ее пограничное положение по флористическому составу и экологии между порядками Molinietalia и Arrenatheretalia. H. Passarge (1976) для Швеции и Карелии приводит асс. Caro-Festucetum pratensis Passarge 1976. В ней содоминируют овсяница луговая и ежа, много щучки, полевицы тонкой и овсяницы красной; *Galium boreale* и *Carum carve* входят в группу дифференциальных видов.

Асс. Deschampsio-Agrostietum tenuis и Sedo acris-Agrostietum tenuis

Широко распространена и разнообразно представлена в пойме р. Вятки и ее притоков группа сообществ с доминированием *Agrostis tenuis.* Всего сделано 40 описаний тонкополевицевых лугов. В противовес *Festuca pratensis* и *Dactylis glomerata,* полевица — низовой злак, нетребовательный к почвенному богатству, произрастающий на бедных, кислых почвах (Матвеева, 1953; Марков, 2000). К описаниям тонкополевицевых лугов были присоединены 11 описаний сообществ с доминированием *Phleum pratense.* Тимофеевка луговая по отношению к почвенному плодородию занимает, скорее, промежуточное положение между овсяницей луговой и полевицей, но плохо переносит длительное затопление, поэтому редко встречается в поймах больших рек (Маркова, 1955; Марков, 2000), соответственно занимает сходные участки высокой центральной поймы, что и полевица тонкая. Слабую представленность и небольшое обилие *Phleum pratense* в пойме р. Вятки

отмечал еще И. П. Василевич (1954). Указывает на связь между тонкополевицевыми и тимофеевковыми лугами В. А. Зайкова (1971), для нижнего течения р. Суны она выделяет тимофеевковую формацию, ассоциации которой встречаются редко и постепенно переходят в обыкновеннополевичники.

Тонкополевицевые и тимофеевковые луговые сообщества поймы р. Вятки чрезвычайно пестрые, многовидовые, включающие значительное количество злаков и богатое разнотравье. При этом группа видов средней константности (20—60 %), сравнительно большая и довольно однородная, представлена преимущественно типичными мезофитами. Факт сохранения в большинстве тонкополевицевых ассоциаций ядра обильных видов отмечают также В. И. Василевич и Т. В. Бибикова для территории Северо-Запада (2007б). Вычисление средних значений коэффициента увлажнения по шкале Л. Г. Раменского не внесло определенности в выделение экологических групп видов.

Для деления всей совокупности описаний тонкополевицевых лугов нами была выбрана группа видов, тяготеющих к более гигроморфным местообитаниям: *Ranunculus acris, Veronica longifolia, Deschampsia cespitosa, Lysimachia nummularia, Ranunculus fallax* (табл. 1). Поскольку сообщества с господством полевицы тонкой произрастают на достаточно сухих и повышенных участках поймы, видов-индикаторов повышенной почвенной влажности встречено здесь мало, особенно в группе видов средней константности. Дифференциальная группа свидетельствует не о заболачивании и даже не о повышенном увлажнении, а лишь о некотором смещении условий произрастания по градиенту почвенной влажности в сторону большей мезофитизации некоторых тонкополевицевых лугов. Тем не менее вычисление критерия Кокрена подтвердило наличие 2 однородных групп сообществ. Фитоценозы первой группы (13 описаний) характеризуются высоким постоянством дифференциальных видов. Вторая, более представительная группа (38 описаний) содержит незначительную примесь дифференциальных видов, только лютик едкий демонстрирует среднее значение константности. Первая группа сообществ отнесена к субасс. Deschampsio-Agrostietum tenuis caricetosum pallescentis (Турубанова, 1986), вторая — к субасс. Sedo acris-Agrostietum tenuis phleetosum pratensis (Туганаев и др., 1986б).

Причины отнесения выделенных нами групп сообществ с господством *Agrostis tenuis* к выбранным ассоциациям показаны в табл. 2. В ней приведены наиболее близкие вятским ассоциации тонкополевицевых лугов, описанные в литературе, указаны классы постоянства основных видов, свойственных тонкополевичникам. В центре таблицы даны классы постоянства для двух выделенных нами субассоциаций поймы р. Вятки. В левой части таблицы — синтаксоны, близкие к асс. Deschampsio-Agrostietum tenuis caricetosum pallescentis; в правой — к асс. Sedo acris-Agrostietum tenuis phleetosum pratensis. Переведение данных о встречаемости видов в классы постоянства было необходимо для дальнейшего корректного сравнения, поскольку в литературе встречаемость, как правило, приведена не в процентах, а в виде классов постоянства.

Субасс. Deschampsio-Agrostietum tenuis caricetosum pallescentis

Содоминантом полевицы тонкой в субасс. Deschampsio-Agrostietum tenuis caricetosum pallescentis в пойме р. Вятки выступает тимофеевка, поскольку большинство сообществ с ее доминированием попали именно в эту группу. При меньшем среднем проективном покрытии ее встречаемость в ассоциации даже выше, чем по-

ТАБЛИЦА 2

Классы постоянства некоторых видов в тонкополевицевых ассоциациях, выделенных разными авторами

Авторы	В. В. Туганаев	А. Д. Булохов		Л. П. Турубанова		К. В. Щукина		В. В. Туганаев	A. Španiková	А. Д. Булохов	
Ассоциация	Agrostis tenuis-Anthoxanthetum odorati	Deschampsio-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Agrostietum tenuis	Sedo acris-Agrostietum tenuis	Sedo acris-Agrostetum tenuis	Anthoxantho-Agrostietum tenuis	Hieracio pillosellae-Agrostietum tenuis	Dauco-Agrostietum tenuis
Субассоциация				coronarie-tosum flos-cuculi	typicum	caricetosum pallescentis	phleetosum pratensis				
Вариант		galium mollugo	potentilla anserina								deschampsia cespitosa
Количество описаний	5	10	10	10	10	13	38	10	4	10	10
Год публикации	1986б	1990		1986		2009		1986б	1982	1990	
Festuca pratensis	V	I	IV	II	III	IV	IV	V			IV
Agrostis tenuis	V	V	V	V	V	IV	V	V	IV	V	V
Phleum pratense	III	V	III	III	III	V	IV	III	I		
Poa pratensis	V		III	III	II	II	II		III		
Vicia cracca	V	I	II	III	III	IV	IV	IV	III	I	IV
Taraxacum officinale	V	I	III	II	II	IV	IV	V	II	II	III
Achillea millefolim	V	IV	V	V	V	V	V	V	V	V	IV
Lathyrus pratensis	V			III	III	IV	III	III			
Galium boreale				V	III	IV	III	III			
Geranium pratense				II	III	III	III	I			
Trifolim repens	IV	V	V	V	IV	V	IV	V	IV	V	III
Campanula glomerata						II	III	I			
Cerastium cespitosum	IV	II	III		I	I	II	V	III	III	II
Potentilal argentea	II	II	III			II	III	IV	IV	III	III
Stellaria graminea	V	II	I		II	III	IV	V		III	I
Pimpinella saxifraga	V	III	I		III	III	IV	IV	IV	IV	
Hieracium umbellatum	III	I			III	I	I	V			
Leucanthemum vulgara	V	I	I	II	V	V	V	V	III		I
Dianthus deltoides	IV	III			II	III	II	V		IV	I
Potentilla anserina	IV	I	V		II	II	I	II	I	I	I
Galium mollugo	III	IV	I		II	IV	V	*II*		*III*	*II*

Sedum acre							I	V			
Equisetum pratense				I	III	I	I	V			
Veronica chamaedrys		III	IV	I	I	II	II	V	IV	V	III
Rumex acetosella				IV	III	II	I	IV		II	
Barbarea vulgaris						I	I	IV			
Poa angustifolia		I	I			II	I	IV	IV	I	
Potentilla goldbachii						III	II	IV			
Dactylis glomerata	IV	I				I	II	II			
Carum carvi	III					I	I	III	I		II
Trifolium pratense	IV	V	III	III	IV	III	IV	IV	V	V	V
Rumex thyrsiflorus				I		III	IV				
Filipendula ulmaria	II			III	II	II	I				
Deschampsia cespitosa	III	V	V	V	IV	V	I	III	I	I	V
Ranunculus acris	V	III	III	V	V	IV	II	IV	III	IV	
Veronica longifolia				II	IV	IV	I	II			
Lysimachia nummularia						IV	I				
Ranunculus fallax						III	I				
Alopecurus pratensis				II	II	III	II	II			
Coronaria flos-cuculi				V	I	I	I	I	I		
Heracleum sibiricum				II		II	II				
Carex vulpina						I		II			
Cirsium setosum						I	I				
Elytrigia repens	I	I		I		II	II	I			III
Carex pallescens						II	I	II	I	I	
Prunella vulgaris	V	II	I	II	IV	IV	III	V	IV	III	III
Thalictrum minus	II			IV	II	IV	II				
Viola canina	V			I	II	IV	II	IV			
Rununculus polyanthemos				I		IV	II	II			
Geum rivale	V			I		I	I	III			
Rumex acetosa	IV	IV	IV			III	I	IV	I	V	II
Ranunculus auricomus	IV	I		II	II	II	I	I			
Glechoma hederacea	III			I	I	II	I	IV			I
Hypericum perforatum		III				III	III			II	
Carex praecox					II	II	II				
Inula salicina						III	II	I			
Festuca rubra	IV	V	V	II	III	III	II	V	III	V	IV

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Авторы	В. В. Туганаев	А. Д. Булохов		Л. П. Турубанова		К. В. Щукина		В. В. Туганаев	A. Španiková	А. Д. Булохов	
Ассоциация	Agrostis tenuis-Anthoxanthetum odorati	Deschampsio-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Agrostietum tenuis		Deschampsio-Agrostietum tenuis	Sedo acris-Agrostietum tenuis	Sedo acris-Agrostetum tenuis	Anthoxantho-Agrostietum tenuis	Hieracio pillosellae-Agrostietum tenuis	Dauco-Agrostietum tenuis
Субассоциация				coronarie-tosum flos-cuculi	typicum	caricetosum pallescentis	phleetosum pratensis				
Вариант		galium mollugo	potentilla anserina								deschampsia cespitosa
Количество описаний	5	10	10	10	10	13	38	10	4	10	10
Год публикации	1986б	1990		1986		2009		1982	1982	1990	
Plantago media	V	II	IV	II	II	IV	III	V	IV		V
P. lanceolata			II			II	II	II	V	II	
Bromopsis inermis						II	I				I
Campanula patula		III				I	II	V			III
Luzula multiflora	V			I	I	III	II				
Equisetum arvense	IV					I	II	V			
Polygala vulgaris	V					II	II	V	IV		
Agrostis gigantea	V					II		II			
Solidago virgaurea				I	I	I	I				
Chaerophillum bulbosum	II					I	I	II			
Anthoxanthum odoratum	V	III	II			I	I		IV		I
Plantago major	IV	II	II		I		I	II	I	I	I
Rumex confertus						I	I	IV			
Sanguisorba officinalis					I	II	I				
Viscaria viscosa						I	I	III			
Fragaria viridis	V					II	I	V			
Leontodon autumnalis	V	III	IV	II	III	II	I	IV	III	III	IV
Fragaria vesca						I	I	I	I		
Vicia sepium				IV	II	II	I	I			
Erigeron acer	III				I	I	I	V			

Примечание. Классы постоянства (встречаемости): I — 0.5—20 %, II — 21—40, III — 41—60, IV — 61—80, V — 81—100 %. В рамки взяты дифференциальные виды (из присутствующих в списке) каждой субассоциации или ассоциации.

левицы (92 против 77 % у *Agrostis tenuis*). Щучка дернистая здесь встречается повсеместно и с довольно большим проективным покрытием (4 %), *Festuca pratensis* тоже достаточно обильна. Таким образом, в гигромезофильной ассоциации доминирует сразу целая группа злаков. К характерным видам можно отнести *Viola canina, Carex pallescens, Thalictrum minus, Prunella vulgaris, Polygala vulgaris, Thalictrum flavum, Rumex acetosella.* Существенно чаще, нежели во второй ассоциации, встречаются виды, тяготеющие к более гигромезоморфным местообитаниям: *Filipendula ulmaria, Rumex acetosa, Vicia sepium, Alopecurus pratensis.* Такие гигромезофиты, как *Carex vulpina, Agrostis gigantea* и *Thalictrum flavum*, в едкоочитково-тонкополевицевой ассоциации не встречаются вовсе. *Carex pallescens* вынесена в название субассоциации, поскольку данный вид встречается здесь чаще, чем в сообществах субасс. Sedo acris-Agrostietum tenuis phleetosum pratensis, да и в других злаковых ассоциациях поймы р. Вятки.

Асс. Deschampsio-Agrostietum tenuis была описана для поймы р. Вычегды (Турубанова, 1986). Характеризуется значительным участием разнотравья. Автор выделяет 2 субассоциации: typicum и coronarietosum flos-cuculi (включает сообщества более увлажненных местообитаний). По количеству общих видов и по показателям встречаемости именно субасс. Deschampsio-Agrostietum tenuis typicum наиболее близка вятской субасс. Deschampsio-Agrostietum tenuis caricetosum pallescentis. При этом группа характерных видов субассоциации в пойме рек Вычегды и Вятки не совпадают, хотя ее состав и проективное покрытие видов сходны.

Если говорить о других литературных аналогах подобной ассоциации, то следует упомянуть описанные Л. И. Номоконовым в Валдайском р-не тонкополевичники с душистым колоском и щучкой. На почти плоских вершинах гряд и холмов расположены сообщества, для которых характерно слабое участие осок и бобовых и обильны *Prunella vulgaris, Achillea millefolium, Leucanthemum vulgare*. М. Л. Раменская (1958) в Карелии выделяет дерновощучково-разнотравную ассоциацию, в которой *Deschampsia cespitosa* является содоминантом. М. В. Сырокомская (1962) в юго-восточной части Ленинградской обл. приводит щучково-разнотравно-полевицевую ассоциацию. М. А. Маркова (2007) для озерных террас северо-западного Приладожья отмечает полевицевые луга с содоминированием щучки.

В Европе мало сообществ с доминированием *Agrostis tenuis* из-за окультуренности большей части лугов (Василевич, Бибикова, 2007б). В восточноевропейской литературе выделяют асс. Agrostidetum tenuis (Sillinger, 1933; Válek, 1961; Jurko, 1969). H. Passarge (1976) выделяет новую асс. Galio borealis—Agrostietum tenuis, в которой доминируют *Agrostis tenuis, Deschampsia cespitosa, Festuca rubra,* произрастающую на достаточно влажных и бедных почвах. Здесь много видов влажного разнотравья, а также видов обедненных субстратов (*Nardusstricta, Festuca ovina*). В сообществах выделенной нами асс. Deschampsio-Agrostietum tenuis подмаренник северный также достаточно обилен (встречаемость — 77 %, проективное покрытие 2 %). В нашем случае видов влажного разнотравья достаточно много, но не встречаются олиготрофные виды.

А. Д. Булохов (1990а) считает дифференциальными видами асс. Deschampsio-Agrostietum tenuis *Agrostis tenuis* и *Deschampsia cespitosa.* Много в сообществах данной ассоциации также *Phleum pratense, Trifolium repens, Achillea millefolium, Festuca rubra* и *Leontodon autumnalis.* При этом автор выделяет 2 варианта: galium mollugo и potentilla anserina. Дифференциальными видами первого являются *Galium mollugo* и *Pimpinella saxifraga*, второго варианта — *Potentilla anserina* и *Plantago media.* В выделенной нами асс. Deschampsio-Agrostietum tenuis достаточно часто встречаются все 4 дифференциальных вида. Субасс. Deschampsio-Agrostietum te-

nuis caricetosum pallescentis корреспондирует с аналогичной субассоциацией асс. Anthoxantho-Agrostietum Sillinger 1933, выделенной В. И. Василевичем и Т. В. Бибиковой для Северо-Запада (Василевич, Бибикова, 2007б). Как и в нашем случае, в субасс. caricetosum pallescentis отнесены сообщества, в которых присутствуют гигромезофиты. Характерный вид этой ассоциации *Phleum pratense* в описанных нами сообществах является субдоминантом, да и *Carex pallescens* на исследуемых лугах встречается часто, ее константность ощутимо превышает таковую во второй ассоциации.

Субасс. Sedo acris-Agrostietum tenuis phleetosum pratensis

Полевица тонкая в сообществах субасс. Sedo acris-Agrostietum tenuis phleetosum pratensis играет ведущую роль, ее встречаемость близка к 100 %. Ни один из отмеченных здесь видов не приближается к доминирующей *Agrostis tenuis* по показателям обилия (22 %). Участие *Deschampsia cespitosa* в фитоценозах субасс. phleetosum pratensis незначительно, этот злак попадает здесь в группу видов низкой константности. Данная субассоциация выделена по незначительной встречаемости (8—18 %) гигромезофитов, упомянутых выше, собственных дифференциальных видов не имеет. В то же время в сообществах тимофеевковой субассоциации едкоочитково-тонкополевицевой ассоциации есть свои характерные виды: *Stellaria graminea, Potentilla argentea, Campanula glomerata, Dianthus superbus, Pimpinella saxifraga.* Присутствие этих видов свидетельствует о некотором смещении сообществ данной субассоциации по градиенту почвенной влажности в сторону более ксероморфных условий произрастания. Кроме того, максимальную константность здесь демонстрируют *Trifolium pratense, Galium mollugo, Rumex thyrsiflorus*; на всех прочих рассмотренных злаковых лугах их встречаемость ниже. *Trifolium pratense,* по некоторым данным (Губанов и др., 1990), не выносит длительного затопления полыми водами и застоя воды; его заметное участие в сообществах ассоциации может объясняться положением изученных фитоценозов исключительно на возвышенных участках центральной поймы. Частая встречаемость *Rumex thyrsiflorus* и *Equisetum arvense,* а также присутствие *Plantago major, Arctium tomentosum, Sedum acre* и некоторых других видов, не встреченных в асс. Deschampsio-Agrostietum tenuis, может свидетельствовать о большей антропогенной нагрузке на сообщества асс. Sedo acris-Agrostietum tenuis.

Сообщества асс. Sedo acris-Agrostietum tenuis впервые были описаны В. В. Туганаевым с соавт. (1986б) для пойм рек Вола и Чепца, т. е. в местах, непосредственно прилегающих к нашему району исследований. Эти луга расположены на супесчаных уплотненных почвах с очень слабым влиянием поемного режима. Список видов едкоочитково-тонкополевицевой ассоциации поймы р. Вятки практически совпадает с таковым для пойм рек Удмуртии, близки показатели встречаемости. При этом дифференциальные виды ассоциации в нашем случае присутствуют все, но с меньшим обилием. Дифференциальные виды тонкополевичников поймы р. Вятки в сообществах асс. Sedo acris-Agrostietum tenuis пойм рек Удмуртии присутствуют в полном составе и представлены практически теми же классами постоянства.

Как отмечено выше для субасс. caricetosum pallescentis, наблюдается некоторое сходство асс. Anthoxantho-Agrostietum tenuis Sillinger 1933, выделенной В. И. Василевичем и Т. В. Бибиковой (2007б) для Северо-Запада европейской части России с выделенной нами субасс. phleetosum pratensis, в частности наличие в исследуемых

нами сообществах ксеромезофильного вида *Cerastium cespitosum*. В. И. Василевич и Т. В. Бибикова (2007б) отмечают, что только в этой ассоциации данный вид присутствует в характерной комбинации видов. *Phleum pratense* доминирует в указанной субассоциации, кроме того, авторы выделяют вариант Phleum pratense. При этом в описанных нами сообществах отсутствуют или встречаются единично суходольные виды, такие как *Anthoxanthum odoratum* и *Centaurea jacea* и мн. др.

Субасс. Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae alopecuretosum pratensis

Лугов с доминированием щучки дернистой исследовано нами немного (всего 12 описаний). Связано это с достаточно низким их распространением в пойме р. Вятки. Как отмечено многими исследователями (Раменская, 1958; Ниценко, 1959), луга с доминированием *Deschampsia cespitosa* особенно характерны для притеррасной части поймы, где в почве преобладают тяжелые глинистые фракции, происходит некоторый застой влаги, но количество ее еще недостаточно для развития дернистоосочников. Приматериковая пойма вообще слабо развита в исследуемой части поймы р. Вятки, а благоприятные для щучковых лугов условия встречаются еще реже. Кроме того, в пойме р. Вятки преобладает сенокосный режим использования занятых лугами площадей, выпас менее распространен (щучковые луга в пойме р. Вятки как раз и связаны с выпасом). Вследствие этого вторичных щучковых сообществ на исследуемой территории также немного, хотя *Deschampsia cespitosa* встречается со значительным обилием и постоянством на многих злаковых лугах.

Щучка дернистая — индикатор высокого уровня грунтовых вод (Кох, 1913). Многолетний плотнокустовой злак, приспособлен к существованию в условиях почв, бедных кислородом, растет на почвах разного механического состава, разного богатства (Матвеева, 1953; Губанов и др., 1990). Щучковая формация является одной из самых широко распространенных формаций низинных лугов лесной зоны (Шенников, 1941; Номоконов, 1951).

В. И. Василевич и Т. В. Бибикова (2007а) подчеркивают отчетливое деление щучковых ассоциаций, выделенных разными авторами, на мезофильные и гигромезофильные. К последним относится и выделенный нами синтаксон.

В исследуемой группе из 12 описаний с доминированием щучки дернистой высокое постоянство имеют верховые злаки: лисохвост, тимофеевка, луговой мятлик и пырей. Рассмотренные нами луга характеризуются значительным участием в травостое гигромезофитов. Кроме того, по данной группе видов совокупность наших описаний оказалась однородной, что показало вычисление критерия Кокрена. Такие влаголюбивые виды, как *Veronica longifolia, Filipendula ulmaria, Carex vulpina, Ranunculus repens, Ranunculus acris, Lysimachia numullaria*, встречаются здесь с достаточно высоким постоянством (40—75 %). В то же время здесь либо вообще не встречаются, либо присутствуют лишь в нескольких сообществах такие типичные указанные в литературе для влажных щучников гигромезофиты, как *Lysimachia vulgaris, Carex nigra, C. cespitosa, Stellaria palustris, Galium palustre, Geum rivale.* Но, как отмечают В. И. Василевич и Т. В. Бибикова (2007а), состав дифференциальных видов может сильно меняться в разных частях ареала. Поскольку в описываемой группировке обильна именно *Carex vulpina*, исследуемые нами щучковые луга поймы р. Вятки можно отнести к асс. Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae Mirkin 1986 (Туганаев и др., 1986а, б; Сапегин, 1986; Григорьев и др., 2002). Из-за

некоторых отличий видового состава и дифференциальных видов от указанных в литературе было решено щучники поймы р. Вятки выделить в новую субасс. alopecuretosum pratensis.

Сообщества асс. Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae Mirkin 1986 были описаны, в частности, В. В. Туганаевым с соавт. (1986б) по неглубоким логам в поймах рек Камы, Валы, Увы и Чепцы. Авторы отмечают, что переувлажнение почв временное и потому хорошо представлены настоящие луговые виды *Festuca pratensis, Trifolium repens, Agrostis gigantea, Phleum pratense, Inula britannica.* Дифференциальными видами являются *Ranunculus acris, Geum rivale, Festuca rubra, Galium rubioides.* Несмотря на несхожесть групп дифференциальных видов, видовой состав и его количественные характеристики этой ассоциации совпадают с описанной нами в пойме р. Вятки.

P. Kovář (1981) в бассейне р. Лейб описывает асс. Stellario-Deschampsietum Freitag 1957. Хотя многие виды, отмеченные в ней, у нас не встречаются, обильны здесь *Alopecurus pratensis, Poa pratensis, Carex vulpina, Lysimachia nummularia.*

А. А. Ниценко (1959) в пойме р. Луги выделяет щучково-таволговые, щучково-лютиковые и щучково-тимофеевковые луга в пределах приматериковой зоны. Щучково-лютиковые луга образуются при несколько менее влажных условиях, нежели остальные, хорошо развиты злаки: обильна овсяница луговая, встречается полевица обыкновенная, среди разнотравья преобладает лютик едкий, обильны тысячелистник и лютик ползучий. Ю. И. Самойлов (1966, 1971) в пойме р. Мсты выделяет щучковые ассоциации, в которых субдоминантом бывают или *Alopecurus pratensis*, или *Filipendula ulmaria* с примесью *Carex cespitosa.* Л. П. Турубанова (1986) в пойме р. Вычегды описывает асс. Festuco pratensis-Deschampsietum, сообщества которой небольшими участками, но повсеместно распространены во всех зонах пойменной и надпойменной террас. Дифференциальными видами здесь являются *Agrostis gigantea, Festuca pratensis* и *Alopecurus pratensis,* которые одновременно и содоминируют. П. П. Жудова (1962) в пойме верховий р. Клязьмы описывает влажные лисохвостно-щучково-разнотравные и сырые лисохвостно-щучково-осоковые луга, расположенные по склонам грив. В среднем течении они замещаются щучково-осоковыми и щучково-осоково-разнотравными сообществами, а в нижнем — сменяются щучково-кровохлебковыми, распространенными в притеррасье.

В пойме р. Вятки формация щучковых лугов, конечно, тоже была описана. Одним из первых ассоциацию с господством щучки дернистой как типичную для лугов среднего уровня притеррасной части поймы р. Вятки отмечает А. Д. Фокин (1930). С. И. Зарубин (1970) в пойме р. Чепцы на влажных почвах мелкого и среднего механического состава пастбищного использования выделяет 2 ассоциации с доминированием *Deschampsia cespitosa,* а на влажных мелкодисперсных почвах с сенокосным режимом использования — 3: с обильным *Ranunculus acris*, с согосподством *Carex acuta* и *C. vulpina*, с обильными *Alopecurus pratensis* и *Ranunculus auricomus.*

Заключение

Рассмотренные луговые сообщества поймы р. Вятки с доминированием в травостое злаков характеризуются значительным сходством видового состава. Тонкополевичники насчитывают 145 видов высших растений, овсяницевые сообщества — 122, а щучковые — 97 видов. При этом 73 вида встречаются абсолютно во

всех выделенных ассоциациях. Бóльшая часть остальных видов не встречена только в какой-либо одной ассоциации. Видами высокой константности (встречаемость более 60 %) во всех выделенных синтаксонах являются *Phleum pratense* и *Vicia cracca,* близкие показатели имеют *Taraxacum officinale, Lathyrus pratensis, Festuca pratensis, Galium mollugo.*

Итогом данной работы стало отнесение 5 групп сообществ к 4 уже описанным в научной литературе ассоциациям, и в 3 из них выделение 3 новых субассоциаций. 2 синтаксона: субасс. Sedo acris-Agrostietum tenuis phleetosum pratensis и субасс. Deschampsio-Festucetum pratensis geranietosum pratensis являются мезофильными. Гигромезофиты встречаются здесь реже и с меньшим обилием, нежели в гигромезофильной группе синтаксонов. Так, здесь не встречается *Carex vulpina,* а *Geum rivale, Filipendula ulmaria, Veronica longifolia* отмечены единично. В то же время обильнее в этих 2 синтаксонах *Stellaria graminea* и *Cerastium cespitosum,* свидетельствующие о более сухих условиях произрастания. В группу гигромезофильных синтаксонов входят субасс. Deschampsio-Agrostietum tenuis caricetosum pallescentis, субасс. Deschampsio-Festucetum pratensis coronarietosum flos-cuculi и субасс. Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae alopecuretosum pratensis. Общим их признаком является повышенная встречаемость гигромезофитов *Veronica longifolia, Filipendula ulmaria, Lysimachia nummularia, Ranunculus fallax, Carex vulpina.* При этом щучковая ассоциация стоит несколько особняком, поскольку ее сообщества характеризуются присутствием ряда гигромезофитов, свойственных только ей; в то же время виды, характерные для 2 других гигромезофильных ассоциаций, могут здесь вообще не встречаться.

Таким образом, руководствуясь литературными данными и нашими собственными результатами, в том числе полученными при классификации лисохвостных и таволговых лугов поймы р. Вятки (Щукина, 2008), можно отметить, что выделение фитоценотических единиц луговой растительности при флористической классификации происходит преимущественно в соответствии с распределением сообществ по градиенту почвенного увлажнения. Точнее, выделяемые ассоциации, субассоциации и варианты чаще всего относятся к одной из двух групп: мезофильной (ксеромезофильной) или гигромезофильной. Возможно, отношения к условиям увлажнения — ведущий для исследуемых сообществ фактор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брундза К. И. Типы лугов восточной части Литовской ССР // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 1. С. 38—49.

Булохов А. Д. Синтаксономия травяной растительности южного Нечерноземья. 3. Порядок Molinietalia. М., 1990а. ВИНИТИ. 57 с.

Булохов А. Д. Синтаксономия травяной растительности южного Нечерноземья. 3. Порядок Arrhenatheretalia Pawl. 1928. М., 1990б. ВИНИТИ. 23 с.

Булохов А. Д. Основные черты травяной растительности южного Нечерноземья (опыт эколого-флористической классификации) // Биол. науки. 1991. № 8. С. 119—129.

Василевич В. И. Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

Василевич В. И. Доминантно-флористический подход к выделению растительных ассоциаций // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 28—39.

Василевич В. И., Сырокомская И. В. Опыт флористической классификации суходольных лугов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1399—1406.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Щучковые и лисохвостные луга северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2007а. Т. 92. № 1. С. 29—41.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Полевицевые, гребенниковые и трясунковые луга северо-запада Европейской России // Бот. журн. 2007б. Т. 92. № 6. С. 840—858.

Василевич И. П. Пойменные луга окрестностей г. Кирова и пути их улучшения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1954. 18 с.

Григорьев И. Н., Соломещ А. И., Алимбекова Л. М., Онищенко Л. И. Влажные луга Республики Башкортостан // Синтаксономия и вопросы охраны. Уфа, 2002. 156 с.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Луговые травянистые растения. М., 1990. 183 с.

Жудова П. П. Растительность поймы р. Клязьмы // Пойменные почвы Русской равнины. М., 1962. С. 99—132.

Зайкова В. А. Луга юго-восточной части Кондопожского района в нижнем течении р. Суны // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971. С. 5—19.

Зарубин С. И. Флора и травянистая растительность поймы реки Чепцы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1970. 26 с.

Кох Ф. Э. Практическое луговодство. М., 1913. 59 с.

Лопатин В. Л. Краткий очерк луговой растительности Северного Приладожья // Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск, 1971. С. 20—59.

Макарова М. А. Луговые сообщества озерных террас Северо-Западного Приладожья // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1895—1910.

Марков М. В. Луга Татарской АССР // Избранные труды. Казань, 2000. С. 174—342.

Маркова С. А. Злаки поймы // Уч. зап. КГУ. Ботаника. Т. 115. Кн. 1. Казань, 1955. С. 307—390.

Матвеева Е. П. Сенокосы и пастбища и меры их улучшения. М.; Л., 1953. 109 с.

Миркин Б. М., Мухаметшина В. С. Четвертое приближение классификации пойменных лугов и степей Башкирии // Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уч. зап. БГУ. 1971. Сер. Биол. наук. Вып. 52. № 8. С. 7—38.

Ниценко А. А. Очерки растительности Ленинградской области. Л., 1959. 140 с.

Номоконов Л. И. Луговая растительность Валдайского района // Уч. зап. ЛГУ. Л., 1951. Сер. Биол. науки. Вып. 30. № 143. С. 176—219.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.

Самойлов Ю. И. Геоботанический очерк лугов поймы средней Мсты // Вестн. ЛГУ. Л., 1966. № 9. С. 61—72.

Самойлов Ю. И. Луга поймы р. Мсты в связи с вопросами геоботанического районирования пойм // Вестн. ЛГУ. Л., 1971. № 15. С. 34—43.

Сапегин Л. М. Пойменные луга юго-востока БССР. Минск, 1985. 100 с.

Сырокомская М. В. Луга юго-восточной части Ленинградской области и меры их улучшения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1962. 20 с.

Туганаев В. В. Основные черты флоры и луговой растительности пойм рек Удмуртии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1967. 16 с.

Туганаев В. В., Хазиахметов Р. М. Флористическая классификация растительности лугов пойм рек Удмуртии // Вопросы динамики и синтаксономии антропогенной растительности. Уфа, 1986а. С. 66—76.

Туганаев В. В., Хазиахметов Р. М., Миркин Б. М. Материалы к классификации луговой растительности лугов пойм рек Удмуртии. Деп. в ВИНИТИ. М., 1986б. 67 с.

Турубанова Л. П. Сообщества поймы р. Вычегды // Классификация растительности СССР. М., 1986. С. 69—79.

Фокин А. Д. Три года работы геоботанического отряда Вятской почвенной экспедиции // Вятское хоз. Киров, 1930. № 2—3. С. 3—31.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941. 511 с.

Щукина К. В. Таволговые и лисохвостные луга поймы реки Вятки // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 5. С. 713—726.

Blažková D. Molinio—Arrhenatheretea Tx. 1937 // Bibliographia Syntax. Čechoslovaca. Praga, 1988. Vol. 14. 77 p.

Hadač E. Die Pflanzengesellschaften des Tales «Dolina Siedmich pramenov» in der Belaer Tatra. Bratislava, 1969. 343 S.

Jurko A. Die Weidegesellshaften des strážover Berglandes in der Nordwest Slowakei und die syntaxonomischen Probleme des Cynosurion-Verbandes in den Westkarpaten // Folia geobot. et Phytotax. 1969. T. 4. N 2. S. 101—132.

Kovács M., Máthé I. Die Vegetation des Inundationsgebietes der Ipoly. I // Acta Bot. Acad. Scien. Hungaricae. T. 13. N 1—2. 1967. S. 133—168.

Kovář P. The grassland communities of the Southern Basin of the Labe River. I. Syntaxonomy // Folia geobot. et pytotax. 1981. T. 16. N 1. P. 1—44.

Passarge H. Über boreale Grünlandgesellschaften // Feddes Repertorium. 1976. Bd 87. Hf 7—8. S. 527—543.

Shelyag-Sosonko Yu. R., Sipailova L. M., Solomakha V. A., Mirkin B. M. Meadow vegetation of the Desna floodplain // Folia geobot. et phytotax. 1987. Vol. 22. N 2. P. 113—119.

Sillinger P. Monografická studie o vegetaci Nīzkých Tater // Knih. Sboru pro Výzkum Slovenska a Podkarp. Rusi. Praha. 1933. N 6. P. 1—339.

Špánikova A., Zaliberová M. Die Vegetation des Poprad-Flúßgebiet (die Becken Popradská Kotlina und L'ubovnianska Kotlina) // Vegetácia ČSSR. 1982. B. 5. 302 p.

Válek B. Studies about humus // Symposium Humus and Plant. Praha, 1961. P. 341—345.

SUMMARY

Some grass meadows (with *Festuca pratensis, Agrostis tenuis, Phleum pratense, Dactylis glomerata, Deschampsia cespitosa*) of the Vyatka River floodlands were discussed. Communities were attributed to 4 associations known for Russian and European meadows before. Also 5 (3 of them newly described) subassociations were interpreted by classification analysis. There are mesophytic (Sedo acris-Agrostietum tenuis phleetosum pratensis and Deschampsio-Festucetum pratensis geranietosum pratensis) and hygromesophytic (Deschampsio-Agrostietum tenuis caricetosum pallescentis, Deschampsio-Festucetum pratensis coronarietosum flos-cuculi and Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae alopecuretosum pratensis) typical meadows.

УДК 543.8 : 577.49 : 578.0.87 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© **И. В. Фадеева,[1] Г. А. Фирсов,[2] Н. Е. Булыгин**

БИОКЛИМАТИЧЕСКАЯ ЦИКЛИЧНОСТЬ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ В КОНЦЕ XX В. И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ИНТРОДУЦИРОВАННУЮ И МЕСТНУЮ ДЕНДРОФЛОРУ

I. V. FADEYEVA, G. A. FIRSOV, N. E. BULYGIN. BIOCLIMATIC CYCLICITY IN SAINT PETERSBURG IN THE LATE 20TH CENTURY, AND ITS INFLUENCE ON INTRODUCED AND NATIVE DENDROFLORA

[1] Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С. М. Кирова
С.-Петербург, Институтский пер., 5
E-mail: butvik@mail.ru
[2] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gennady_firsov@mail.ru
Поступила 29.01.2009

На основе многолетних (1955—2001 гг.) фенологических наблюдений за древесными растениями в С.-Петербургской государственной лесотехнической академии им. С. М. Кирова и метеоданных выделены раннетеплые и позднехолодные биоклиматические циклы (БКЦ). Приводятся сравнительные биоклиматические показатели раннетеплых и позднехолодных БКЦ. Проанализированы сравнительные показатели ритма развития древесных растений (на примере 25 видов) в разные БКЦ. Обсуждаются результаты исследования реакции растений в циклы с различной биоклиматической ситуацией. В конце XX в. на фоне продолжающегося потепления климата доминируют раннетеплые БКЦ. При оценке результатов интродукции следует обязательно учитывать состояние растений в позднехолодные циклы, а семенное размножение лучше проводить в раннетеплые циклы.
Ключевые слова: биоклиматическая цикличность, дендрофлора.

Результаты почти 300-летних интродукционных испытаний древесных растений под С.-Петербургом показали, что ведущим экологическим свойством, определяющим степень их адаптированности, является зимостойкость. Однако показатели зимостойкости видов у разных авторов (Фальк, 1766; Вольф, 1917; Андронов, 1953; Булыгин, Фирсов, 1983; Булыгин и др., 1989, и др.) зачастую резко разли-

чаются. Порой один и тот же таксон одни авторы расценивают как вполне зимостойкий, а другие как вымерзающий. Причина подобной противоречивости результатов исследований кроется в высокой изменчивости самой зимостойкости растений в результате проявления биоклиматической цикличности (БКЦ). Уровни адаптированности растений и оценка их перспективности для разведения в значительной степени зависят от типа биоклиматического цикла, в который проводятся испытания (Булыгин, 1996, 1998; Булыгин, Фирсов, 1998). Термин «биоклиматическая цикличность» впервые ввел Н. Е. Булыгин (1982а), понимая под ним циклическую изменчивость показателей роста и развития древесных растений, обусловленную реакцией на короткопериодные колебания климата. Наиболее отчетливо биоклиматическая изменчивость выражается при сопоставлении двух альтернативных биоклиматических циклов — раннетеплого (РТ) и позднехолодного (ПХ). Универсальным индикатором наступления каждого из этих БКЦ служат даты начала пыления тычиночных цветков ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench). С этим феноиндикатором календаря природы территориально-феноиндикационной системы Ладого-Ильменского дендрофлористического района (Булыгин и др., 1976; Булыгин, 1982) тесно коррелируют такие биоклиматические показатели, как динамика наступления и продолжительность феноэтапов года, безморозного периода, суммарная теплообеспеченность теплой и холодной частей года, среднегодовая температура воздуха. Кроме того, по датам начала пыления ольхи серой или лещины обыкновенной (*Corylus avellana* L.) судят о начале фенологического вегетационного периода в данном ландшафте и о наступлении подсезона года «Оживление весны». Именно БКЦ обусловливает повторяемость погодичных биометеорологических ситуаций разных типов — от благоприятных до критических по влиянию на интродуценты. В конечном итоге определяется временная амплитуда изменчивости зимостойкости интродуцентов и других показателей уровня их адаптированности. Поэтому региональный анализ проявлений БКЦ с учетом фенологической периодизации года должен стать обязательным элементом исследований при интродукции деревянистых биоморф, особенно лесных деревьев и лиан.

Биоклиматическая цикличность — это изменчивость биоэкологических показателей древесных растений, обусловленная сочетанием климатической и сопряженной с ней во времени дендрофенологической цикличности с онтогенетической изменчивостью биоритма и других адаптивных свойств растений. БКЦ проявляется в онтогенезе древесных всех биоморф, как местных, так и интродуцированных. Но особенно сильно́ ее воздействие на показатели адаптированности интродуцентов, недостаточно устойчивых к новым экологическим условиям. Под влиянием БКЦ у растений изменяется их зимостойкость и устойчивость к неблагоприятным воздействиям других факторов внешней среды, ход роста, побегопроизводительность, репродуктивная способность. Поэтому в практике интродукционных испытаний, проводимых в С.-Петербурге в ботанических садах Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) и С.-Петербургской лесотехнической академии (ЛТА), в последнее десятилетия (Булыгин, 1976, 1994) все показатели адаптированности древесных интродуцентов оцениваются через призму БКЦ по трем обусловленным ею уровням биоклиматической ситуации: типичной для подзоны южной тайги, благоприятной (с повышенной теплообеспеченностью вегетационных сезонов и следующих за ним зим) и неблагоприятной (с пониженной теплообеспеченностью сезонов вегетации и последующих за ними зим).

Фенологически ранние и поздние циклы выделяют, исходя из среднемноголетней даты начала пыления ольхи с учетом основной ошибки этой фенодаты ($X \pm m$).

БКЦ считается ранним при $x_i \leq X - 3m$, поздним — в случае $x_i \geq X + 3m$, где x_i — погодичная фенодата начала пыления ольхи. Выделение БКЦ осуществляется в доверительном интервале P = 0.99 (Рокитский, 1967). В целом ряде публикаций Н. Е. Булыгин с соавт. (Булыгин, Фирсов, 1983, 1994а, б; Булыгин, 1996, 1998, и др.) показали, что в условиях современного потепления климата по сравнению со второй половиной XIX—началом XX в., когда климат был достоверно холоднее (Мещерская, Голод, 1986; Булыгин и др., 1986), среди древесных интродуцентов в С.-Петербурге резко сократилось число вымерзающих видов и форм, возросло число видов вообще не обмерзающих и как следствие увеличилось число видов плодоносящих и образующих всхожие семена. В то же время в период похолодания климата Северо-Запада России во второй половине XIX в. в позднехолодные БКЦ от морозов погибла часть коллекции интродуцентов арборетума ЛТА, включающая в то время около 500 видов. Тем не менее на фоне четко выраженной вековой тенденции к продолжающемуся потеплению имеет место чередование раннетеплых и позднехолодных биоклиматических циклов или отдельных лет, в которые одни и те же модельные особи древесных растений обнаруживают совершенно различные показатели фенологического биоритма, уровней адаптированности и репродуктивной способности (Булыгин, Фирсов, 1983, 1998; Комарова и др., 1988). Более детальному рассмотрению этих процессов за период с 1955 по 2001 г. и посвящена настоящая статья.

Основанием для отнесения каждого года к тому или иному БКЦ служат статистики ряда распределения фенодат зацветания ольхи серой в парке Ботанического сада ЛТА за 1970—2000 гг. (число лет наблюдений n = 31): X = 10.IV ± 1.8. Отсюда при P = 0.99 БКЦ принимается ранним, если $x_i \leq$ 10.IV—5.4 $\leq$ 4.IV, и поздним в случае $x_i \leq$ 10.IV—5.4 $\leq$ 16.IV. Таким образом, раннетеплые БКЦ охватывают 1972—1975, 1983—1984, 1988—1990 и 1999—2001 гг. К этому БКЦ приравнены также 1959, 1961, 1963, 1999, 1997 гг. Позднехолодные БКЦ относятся к 1955—1958, 1964—1966, 1968—1969, 1976—1982 гг.; к данному типу БКЦ приравнены следующие годы: 1962, 1971, 1985, 1987 и 1996. В обобщенном виде погодичные материалы по каждому циклу представлены в табл. 1, а также на рисунке. Комментируя данные табл. 1 и рисунка, можно констатировать следующее.

1. По всем сравниваемым биоклиматическим показателям раннетеплые и позднехолодные БКЦ имеют достоверные различия при $P_{0.05}$—$P_{0.01}$, включая минимальное (в 3 дня) между средними датами завершения фенологического вегетационного периода.

2. Особенно значительны различия по времени наступления и продолжительности вегетационного сезона, периода со среднесуточной плюсовой температурой безморозного периода.

3. По теплообеспеченности раннетеплые БКЦ превышают позднехолодные на 6.6—8.7 %. Повторяемость суровых зим в позднехолодные БКЦ почти в 9 раз, а по абсолютному минимуму температуры воздуха в 1.6 раза выше, чем в раннетеплые БКЦ.

4. Эколого-географически такие различия в биоклиматических показателях равноценны условному перемещению С.-Петербурга по широте в диапазоне от 300 до 600 км, в позднехолодные БКЦ — к северу (равносильно перемещению города в подзону средней тайги), в раннетеплые БКЦ — к югу (в зону хвойно-широколиственных лесов).

В табл. 2 приводятся показатели ритма развития 25 видов местной и интродуцированной дендрофлоры в разные биоклиматические циклы.

ТАБЛИЦА 1

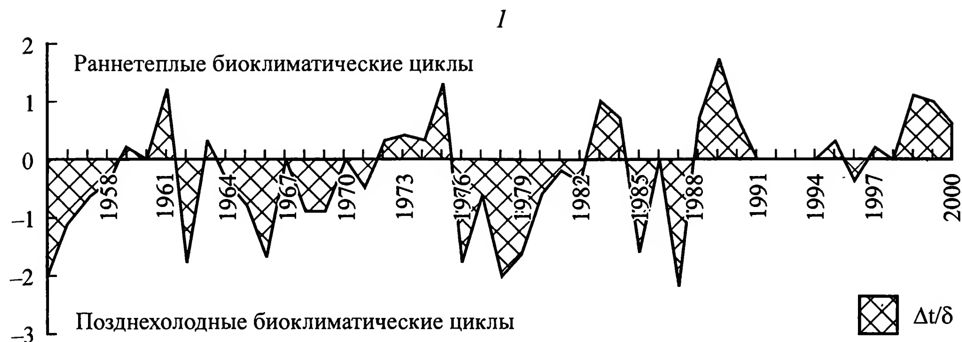
Сравнительные биоклиматические показатели раннетеплых и позднехолодных биоклиматических циклов (БКЦ) в С.-Петербурге в 1955—2001 гг.

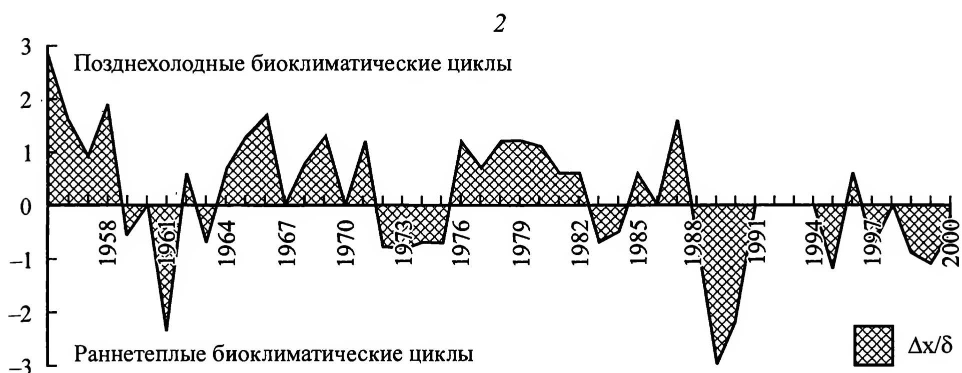
Биоклиматические показатели	Статистики рядов распределения по БКЦ (среднее значение с его стандартной ошибкой)	
	раннетеплый БКЦ (n = 16)	позднехолодный БКЦ (n = 19)
Дата начала фенологического вегетационного периода (начало субсезона «Оживление весны»)	31. 03 ± 2.1 сут	22.04 ± 1.3 сут
Дата окончания фенологического вегетационного периода (окончание субсезона «Глубокая осень»)	18.10 ± 1.1 сут	13.10 ± 0.8 сут
Продолжительность фенологического вегетационного периода	200 ± 2.5 сут	174 ± 1.8 сут
Дата устойчивого перехода через 0 °С весной	09.03 ± 4.4 сут	31.03 ± 2.3 сут
Дата устойчивого перехода через 0 °С осенью	15.11 ± 3.5 сут	02.11 ± 3.3 сут
Продолжительность безморозного периода в воздухе по срочным температурам	169 ± 4.9 сут	143 ± 3.3 сут
Продолжительность безморозного периода на почве по срочным температурам	133 ± 6.4 сут	116 ± 3.7 сут
Среднегодовая температура воздуха	6.1 ± 0.2 °С	4.0 ± 0.2 °С
Повторяемость суровых зим	5.9 %	52.6 %
Абсолютный минимум температуры воздуха	−28.0 °С	−44.2 °С

Примечание. Все показатели рассчитаны по данным наблюдений и инструментальных измерений Н. Е. Булыгина в ботаническом саду ЛТА.

Из анализируемых фенологических лагов наиболее устойчивым в разные БКЦ оказался период формирования урожая (Фур), который в позднехолодные БКЦ всего на 2.8 сут в среднем длительнее, чем в раннетеплые БКЦ. Очевидно, динамика формирования урожая находится под значительно более жестким генетическим контролем, чем динамика формирования вегетативных органов.

Древесные интродуценты различных биологических и экологических групп по-разному реагируют на проявление БКЦ. В крайнем выражении можно назвать значительную группу интродуцентов-мезотермов, которые в циклы с благоприятной биоклиматической ситуацией (БКС) перестают обмерзать, начинают устойчиво плодоносить и давать доброкачественные семена. В циклы же с неблагоприятной БКС эти же растения не только полностью утрачивают репродуктивную способность, но могут обмерзать до уровня снежного покрова или даже вымерзать совсем (*Junglans regia* L., *Catalpa bungei* C. A. Mey., *Chamaecyparis lawsoniana* (Murr.) Parl., *Gleditsia triacanthos* L., *Morus alba* L. и др.). В практике семеноводства интродуцентов очень важно всесторонне учитывать воздействие БКС разных типов на репродуктивную способность растений. Необходимо обеспечивать выращивание потомства из семян местной репродукции в циклы с благоприятной БКС. В частности, подобный подход к биоклиматической оценке семеношения интродуцированных растений позволил в последние годы осуществить выращивание семенного потомства свыше 100 интродуцированных видов, в том числе и тех, плодоносящие маточники которых впоследствии вымерзли в циклы с неблагоприятной БКС или из-за сильного обмерзания надолго утратили свою репродуктивную способность (*Acer velutinum* Boiss., *A. circinatum* Pursh, *Fagus sylvatica* L., *Robinia pseudoacacia* L.). В настоящее время в условиях потепления климата и адекватной ему фенологической тенденции (раннетеплый биоклиматический цикл) у боль-





Проявление биоклиматической цикличности в С.-Петербурге во второй половине XX в.

1 — погодичные отклонения среднегодовой температуры воздуха (в градусах шкалы Цельсия) от среднемноголетней за 1970—2001 гг.; *2* — погодичные отклонения от среднемноголетней фенодаты зацветания *Alnus incana*. Метеофенологические аномалии выражены через значения среднеквадратического отклонения (Δτ/δ, Δx/δ).

шинства видов, ранее сильно обмерзающих и вымерзающих, заметно снизилась повреждаемость морозами. Они нормально растут, плодоносят и образуют доброкачественные всхожие семена (*Actinidia arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq., *Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kir. и др.). Заметно возросло общее число плодоносящих видов интродуцентов.

Наблюдения в ботаническом саду ЛТА показали, что в позднехолодные БКЦ в сравнении с раннетеплыми повреждаемость морозами растений повышается в 1.8 раза. Урожайность, наоборот, снижается в 2.6 раза, при этом снижается и всхожесть семян. На годы, относящиеся к позднехолодным циклам, приходятся случаи вымерзания растений, особенно молодых. Есть примеры вымерзания интродуцентов, уже плодоносящих и даже образующих всхожие семена (*Armeniaca mandshurcia* (Maxim.) Skvorts., *Oplopanax elatus* (Nakai) Nakai).

На объективную оценку результатов интродукционных испытаний растений можно рассчитывать с обязательным учетом их состояния в позднехолодные циклы. А семенное размножение (в том числе в естественном ареале) лучше проводить в раннетеплые циклы. У ряда видов самосев обнаруживается преимущественно в раннетеплые БКЦ, а у некоторых видов (*Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem., *Eleutherocossus henryi* Oliv.) семена вызревают только в эти циклы.

Таким образом, региональный анализ проявления БКЦ и воздействия ее на интродуценты является абсолютно необходимым элементом комплекса проводимых интродукционных испытаний, оценки перспективности видов для разведения, их

ТАБЛИЦА 2

Сравнительные показатели фенологического развития видов местной и интродуцированной дендрофлоры в раннетеплые и позднехолодные биоклиматические циклы в дендрарии ЛТА в 1955—2001 гг.

Название вида	Средние многолетние показатели: раннетеплые (n = 17) / позднехолодные БКЦ (n = 19)							
	НВ	КВ	РП6	ПВ	РС	ЦВ	СП	Фур
Acer mono Maxim.	07.05 / 22.05	15.09 / 22.09	35 / 40	131 / 121	27 / 33	12.05 / 23.05	15.09 / 30.09	126 / 130
A. platanoides L.	04.04 / 13.05	27.09 / 25.09	28 / 30	146 / 135	19 / 22	09.05 / 19.05	21.09 / 05.10	135 / 139
Actinidia arguta (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq.	12.05 / 29.05	13.10 / 19.10	82 / 103	154 / 143 *	53 / 72	13.06 / —	24.09 / —	104 * / —
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	06.05 / 19.05	31.10 / 27.10	77 / 80	178 * / 161 *	43 / 56	16.04 / 22.04	21.09 / 01.10	158 / 162
Armeniaca mandshurica (Maxim.) Skvorts.	11.05 / 26.05	11.10 / 14.10	48 / 53	153 / 141 *	31 / 38	16.05 / —	31.07 / —	76 / —
Cornus mas L.	9.05 / 23.05	27.10 / 24.10	60 / 66	171 * / 154 *	35 / 43	28.04 / 11.05	01.09 / н. в.	126 / —
Elaeagnus angustifolia L.	12.05 / 26.05	31.10 / 24.10	77 / 84	172 * / 151 *	45 / 56	24.06 / —	17.09 / —	85 / —
Juglans mandshurica Maxim.	04.05 / 14.05	24.09 / 29.09	28 / 25	143 / 138 *	20 / 18	25.05 / 03.06	01.09 / 13.09	99 / 102
J. regia L.	11.05 / 27.05	22.10 / 18.10	49 / 58	164 * / 144 *	30 / 40	12.06 / —	04.10 / —	114 / —
Larix cajanderi Mayr	19.04 / 27.04	26.09 / 30.09	46 / 45	160 / 156	29 / 29	21.04 / 30.04	27.08 / 13.09	128 / 126
L. decidua Mill.	02.05 / 17.05	27.10 / 07.09	77 / 89	178 * / 174 *	43 / 51	03.05 / 12.05	22.09 / 04.10	142 / 145
Lonicera prolifera (Kirchn.) Rehd.	28.04 / 09.05	21.10 / 22.10	58 / 63	176˙ / 166 *	33 / 38	14.06 / 22.06	12.08 / 21.08	59 / 60
Morus alba L.	15.05 / 29.05	26.09 / 11.10	52 / 60	134 / 135 *	39 / 44	05.06 / —	16.07 / —	41 / —
M. nigra L.	17.05 / 29.05	16.10 / 19.10	73 / 77	152 * / 143 *	49 / 54	—	—	—
Quercus robur L. f. *praecox* Czern.	14.05 / 23.05	23.09 / 29.09	18 / 23	132 / 129	13 / 18	20.05 / 31.05	10.19 / 23.09	113 / 115
Q. robur L. f. *tardiflora* Czern.	25.05 / 08.06	07.10 / 17.10	19 / 19	135 / 131 *	14 / 15	30.05 / 08.06	24.09 / 09.10	117 / 123
Q. rubra L.	16.05 / 27.05	16.10 / 22.10	23 / 22	153 * / 148 *	15 / 15	23.05 / 02.06	14.09 / 24.09	479 / 477

Название вида	Средние многолетние показатели: раннетеплые (n = 17) / позднехолодные БКЦ (n = 19)							
	НВ	КВ	РПб	ПВ	РС	ЦВ	СП	Фур
Robinia pseudoacacia L.	28.05 / 27.05	31.10 / 27.10	94 / 107	166* / 153*	57 / 70	21.06 / 29.06	07.10 / н. в.	108*
Rosa gallica L.	12.05 / 21.05	26.10 / 24.10	64 / 66	167* / 156*	38 / 44	22.06 / 28.06	23.09 / 02.10	93 / 96*
R. multiflora Tunb.	14.05 / 23.05	26.10 / 27.10	87 / 85	165* / 157*	53 / 54	27.06 / 07.07	14.09 / н. в.	79* / —
Sambucus nigra L.	14.05 / 25.05	17.10 / 22.10	77 / 81	156 / 150*	49 / 54	01.07 / —	12.09 / —	73 / —
Sorbus aria (L.) Crantz	12.05 / 22.05	07.10 / 14.10	38 / 40	147 / 145	26 / 28	06.06 / 12.06	29.08 / 03.09	84 / 83
Tilia tomentosa Moench	16.05 / 23.05	24.10 / 29.10	37 / 35	161* / 159*	23 / 22	26.07 / 08.08	н. в. / н. в.	—
Vitis amurensis Rupr.	04.05 / 12.05	21.09 / 27.09	66 / 62	140 / 138	47 / 45	11.06 / 17.06	07.09 / 15.09	88 / 90
V. sylvestris C. C. Gmel.	13.05 / 21.05	22.10 / 23.10	107 / 122*	431* / 124*	82 / 98	22.06 / —	н. в. / —	—
Weigela florida (Bunge) A. DC.	28.04 / 07.05	20.10 / 26.10	75 / 85	176 / 172*	43 / 49	30.05 / 09.06	21.09 / 02.10	114 / 113

Примечание. * — цикл сезонного развития полностью не завершен из-за повреждений органов осенними заморозками. НВ — дата массового наступления начала вегетации, КВ — дата массового окончание вегетации, РПб — продолжительность роста побегов, ПВ — продолжительность периода вегетирования, РС — ростовое соотношение в % (РС = РПб/100 ПВ), ЦВ — дата массового цветения, СП — дата массового созревания плодов и семян, Фур — период формирования урожая (от цветения до созревания). Все фенопоказатели приняты по диагностике Н. Е. Булыгина (1979).

репродуктивной способности и организации семеноводства и выращивания семенного потомства.

Исследования показали, что во второй половине XX в. на фоне климатической тенденции к постепенному потеплению климата в северо-западном регионе России периодически повторялись годы статистически достоверных потеплений и похолоданий. Сочетание измененных фенологических характеристик растений, их уровней адаптации и обусловивших их изменения термических условий было определено как явление «биоклиматической цикличности».

За период с 1955 по 2001 г. в мегаполисе С.-Петербурга наблюдалось 4 многолетних (от 2 до 4 лет) раннетеплых БКЦ и приравненных к ним по комплексу биоклиматических показателей 8 отдельных годов, а также 4 позднехолодных БКЦ продолжительностью от 2 до 7 лет каждый и приравненных к ним по биоклиматическим характеристикам 5 годам. В конце XX в. явно доминировали раннетеплые БКЦ. Такая же тенденция продолжается и даже усиливается и в начале XXI в., зима 2006/07 г. была одной из самых теплых за весь период наблюдений. Все это свидетельствует о продолжающемся потеплении климата, не исключающего, однако, повторения отдельных холодных зим.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андронов Н. М. О зимостойкости деревьев и кустарников в Ленинграде // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 6. 1953. Вып. 3. С. 165—220.

Булыгин Н. Е. Дендрологические богатства ботанического сада Лесотехнической академии // Лесное хоз-во, лесная, деревообр. и целлюлоз.-бум. пром. Л., 1976. Вып. 4. С. 6—8.

Булыгин Н. Е. Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л., 1979. 97 с.

Булыгин Н. Е. Сезонно-ритмическая структура годичного цикла развития ландшафта, принципы ее индикации и прогностическое значение. Л., 1980—1981. С. 2—44. (Деп. в ВИНИТИ, № 1033-81).

Булыгин Н. Е. Биоклиматическая цикличность и зимостойкость древесных интродуцентов: Тез. докл. VIII Дендрологического конгресса соц. стран. Тбилиси, 1982а. С. 219.

Булыгин Н. Е. Биологические основы дендрофенологии. Л., 1982б. 80 с.

Булыгин Н. Е. Уникальный арборетум зоны тайги. К 160-летию дендрологического сада СПб. лесотехнической академии // Изв. СПбЛТА. СПб., 1994. Вып. 2 (160). С. 201—211.

Булыгин Н. Е. Короткопериодные колебания климата и интродукция растений // Тр. I Всерос. конф. по ботанич. ресурсоведению. СПб., 1996. С. 113.

Булыгин Н Е. Биоклиматическая цикличность как фактор хронологической изменчивости показателей адаптации древесных интродуцентов: Тез. докл. II (X) Делегатск. съезда РБО. СПб., 1998. Т. 2. С. 277—278.

Булыгин Н. Е., Бердникова С. В., Михалкина Л. Г. Цикличность в фитоценологических рядах и ее индикационное значение / Лесное хоз-во, лесная, деревообр. и целлюлоз.-бум. пром. Л., 1976. Вып. 4. С. 8—10.

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. Интродукция кленов на Северо-Западе РСФСР. Л., 1983. 203 с. (Деп. в ВИНИТИ, № 3006-83).

Булыгин Н. Е., Ловелиус Н. В., Фирсов Г. А. Биологические особенности видов рода *Acer* (*Aceraceae*), культивируемых в Ленинграде, и изменения климата // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 71—78.

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А., Комарова В. Н. Основные результаты и перспективы дальнейшей интродукции хвойных на Северо-Западе России. Л., 1989. 142 с. (Деп. в ВИНИТИ, № 3983-89).

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. Современная интерпретация материалов Э. Л. Вольфа по интродуцированной дендрофлоре Санкт-Петербурга. СПб., 1994а. 56 с. (Деп. в ВИНИТИ, № 1750-В94).

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. Выдающийся дендролого-интродукционный эксперимент в Санкт-Петербурге. СПб., 1994б. 142 с. (Деп. в ВИНИТИ, № 1779-В94).

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. Биоклиматическая цикличность и адаптация древесных растений муссонного климата при интродукции их на Северо-Запад России // Матер. Междунар. конф., посв. 50-летию Ботан. сада-ин-та ДВО РАН. Владивосток, 1998. С. 157—160.

Вольф Э. Л. Наблюдения над морозостойкостью деревянистых растений // Тр. Бюро по прикл. бот. 1917. Т. 10. № 1. С. 1—146.

Комарова В. Н., Фирсов Г. А., Булыгин Н. Е., Ловелиус Н. В. Зимостойкость хвойных интродуцентов в условиях суровой зимы 1984/85 г. // Бюл. Глав. ботан. сада. 1988. Вып. 147. С. 8—13.

Мещерская А. В., Голод М. П. О колебаниях температуры воздуха в Ленинграде за 230 лет // Тр. ГГО, 1986. Вып. 505. С. 129—139.

Рокитский П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1967.

Уханов В. В. Результаты перезимовки хвойных деревьев и кустарников в зиму 1939/40 г. в районе г. Ленинграда // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 6. 1952. Вып. 1. С. 20—57.

Фальк И. П. О здешних деревьях и кустах, которые годны в садах к аллеям и шпалерникам // Тр. Вольн. эконом. о-ва к поощрению в России земледелия и домостроительства. 1766. Ч. 2. С. 11—32.

SUMMARY

The influence of bioclimatic cyclicity on plants of introduced and native dendroflora are discussed. The early-warm and late-cold cycles alternate, with early-warm cycles dominating under the tendency for the climate warming in the late 20th century. The results of introduction should be estimated taking into account late-cold cycles, but seed propagation is better in early-warm cycles.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26 : 581.5 + 582.261/296

© С. И. Генкал, М. С. Куликовский

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *AULACOSEIRA SUBBOREALIS* (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL, M. S. KULIKOVSKIY. ON TAXONOMIC POSITION OF *AULACOSEIRA SUBBOREALIS* (*BACILLARIOPHYTA*)

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
Поступила 04.08.2006
Окончательный вариант получен 19.01.2007

Показана значительная изменчивость морфологических признаков (диаметр створки и высота ее загиба, число рядов и ареол в 10 мкм на загибе створки, длина шипов, размер кольцевидной диафрагмы, ареолированность лицевой части створки) и их перекрывание в 17 популяциях видов *Aulacoseira subborealis* и *A. subarctica*. Отсутствие гиатуса по морфологическим признакам между этими видами, а также вегетирование в сходные сроки в водоемах одинаковой трофности свидетельствуют против выделения *A. subborealis* в качестве самостоятельного таксона и необходимости сведения последнего в синонимы *A. subarctica*.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Aulacoseira subborealis*, *A. subarctica*, морфология, экология, систематическое положение.

Melosira italica var. *subborealis* Nygaard описан в 1956 г. из осадков озера Gribs (Nygaard, 1956). Позднее эта разновидность была переведена в ранг формы — *Aulacoseira subarctica* f. *subborealis* (Nygaard) Haworth, 1988 на основании морфологического сходства с *A. subarctica* (O. Müll.) Haworth f. *subarctica*. Недавно эта форма получила видовой статус — *A. subborealis* (Nygaard) Denys, Muylaert et Krammer на основании отличий от *A. subarctica* по ряду признаков (меньшая длина шипов без ареолы в их основании, всегда ареолированная лицевая часть створки, невысокий загиб створки, положение двугубого выроста на внутренней стороне кольцевидной диафрагмы и др.), а также экологических особенностей (Denys et al., 2003). Некоторые исследователи относят *A. subarctica* f. *subborealis* к типовой форме *A. subarctica* (Gibson et al., 2003).

В отечественных систематических сводках сведения об этом таксоне отсутствуют (Скабичевский, 1960; Давыдова, Моисеева, 1992, и др.). Однако он отмечен для ряда водоемов России как *A. subarctica* (Генкал и др., 1997; Генкал, Ярушина, 2002; Генкал, Трифонова, 2006а, б) или как *Aulacoseira* sp. (Генкал, Поповская, 2003).

Цель работы — на основании результатов исследований изменчивости морфологических признаков и экологических особенностей *A. subborealis* и *A. subarctica*, уточнить систематическое положение первого вида.

Материал и методика

Материалом послужили пробы фитопланктона, отобранные в водоемах разного типа из различных географических зон: 1, 17 — Иваньковское водохранилище (08.2000), 2 — болото Безымянное (Пензенская обл., 06.2004), 3 — Каневское водохранилище (Украина, 06.2003), 4 — Пертозеро (Карелия, 05.1994), 5 — р. Линда, приток Чебоксарского водохранилища (08.1985), 6 — оз. Курильское (Камчатка, 08.1967), 7 — Обская губа (08.1987), 8 — оз. Фролиха (Забайкалье, 08.1965), 9 — Горьковское водохранилище (07.1969), 10 — тундровое озеро (Чукотка, 07.1979), 11 — оз. Майорское (Чукотка, 09.1978), 12 — оз. Нюк (Карелия, 06.1979), 13 — Приморское водохранилище (Дальний Восток, 03.1992), 14 — оз. Красное (Карельский перешеек, 08.2004), 15 — оз. Саранное (Камчатка, 12.2003), 16 — Угличское водохранилище (07.1969). Для освобождения клеток от органической части применяли метод холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в СЭМ JSM-25S.

Результаты и обсуждение

При выделении *A. subborealis* мы принимали во внимание в первую очередь длину шипов и высоту загиба створки (табл. I, II). Результаты исследования количественных признаков 5 выборок *A. subborealis* и 12 выборок *A. subarctica* представлены в таблице и на рис. 1—3.

У *A. subborealis* диапазон изменчивости диаметра створки небольшой и составляет 5.4—10.3 мкм (рис. 1, *а*, CV — 5.2—14 %), что близко к данным L. Denys с соавт. (2003, ср. табл.). Исключение по этому признаку составляет популяция из Пертозера (рис. 1, *а*: 7.5—16.6 мкм, CV — 25.1 %). Среднее значение диаметра створки (10.4 мкм) в этой выборке также больше, чем в остальных у этого вида (рис. 1, *а*: 6.6—8.2 мкм). Отношение максимальной величины среднего значения диаметра (10.4 мкм) к минимальному (6.6 мкм) составляет 1.57. Диапазон изменчивости диаметра створки и его среднее значение в популяциях *A. subarctica* варьируют в значительной степени (рис. 1, *а*: например оз. Саранское: 3.5—6.6 мкм, CV — 11.4 %; оз. Красное: 4.4—15.9 мкм, CV — 37 %). Отношение максимальной величины среднего значения диаметра створки (оз. Фролиха — 11 мкм) к минимальной (оз. Саранское — 4.9 мкм) составляет 2.2 — больше, чем у *A. subborealis*. Для 11 исследованных популяций *A. islandica* (O. Müll.) Sim. это отношение не превышает 1.2 (Генкал, 1993). У других представителей *Centrophyceae* это отношение варьирует в широких пределах: род *Cyclotella* (9 видов, 52 выборки) — 1.0—4.2; род *Stephanodiscus* (5 видов, 105 выборок) — 1.3—1.9; род *Cyclostephanos* (1 вид, 16 выборок) — 2.6; род *Thalassiosira* (1 вид, 12 выборок) — 1.5; род *Skeletonema* (1 вид, 2 выборки) — 1.2 (Генкал, 1993). В исследованном материале у *A. subborealis* зафиксированы бóльшие значения диаметра створки, чем известно в литературе (см. таблицу). Если рассматривать в целом диапазоны изменчивости диаметра створки в изученных выборках и по литературным данным, то у *A. subborealis* и *A. subarctica* они совпадают, хотя коэффициенты вариации этого признака у последнего значительно выше (см. таблицу).

Диапазоны изменчивости высоты загиба створки и ее среднее значение у *A. subborealis* меньше, чем у *A. subarctica* (рис. 1, *б*), хотя в некоторых популяциях среднее значение диаметра (оз. Тундровое — 5.0, оз. Саранское — 4.7 мкм) близко к таковому *A. subborealis* (2.8—4.4 мкм). Отношение максимального среднего зна-

Изменчивость морфологических признаков у *Aulacoseira subborealis* и *A. subarctica*

Признаки*	*A. subborealis*						
	Описание	Denys et al., 2003	Gibson et al., 2003	Наши данные	CV % (наши данные)	Среднее значение CV исследованных выборок	Давыдова, Моисеева, 1992
1	4—7	5.5—9.0	3.8—7.2	5.4—16.6	5.2—25.1	2.3	3—15
2	2.6—3.7	2.5—4.0	2.0—8.8	1.7—8.0	11.5—30.2	19.9	5—36*
3	0.45—0.75	0.39—0.55	0.4—2.9	0.15—0.85	10.3—41.9	21.9	
4	20—26	23.5—28	14—26	14—27	6.0—9.4	7.9	18—21
5	25—31	28—38		18—40	7.0—14.7	9.5	
6		<1.2		0.4—1.4	14.2—24.9	18.4	
7		0.23—0.25		0.32—0.58			

Продолжение таблицы

Признаки*	*A. subarctica*						
	Krammer, Lange-Bertalot, 1991	Denys et al., 2003	Генкал, 1999	Gibson et al., 2003	Наши данные	CV % (наши данные)	Среднее значение CV исследованных выборок
1	3—15	3—15	3—20	(3.0)4.0—14.3(15)	3.4—17.8	15.0—37.0	23.5
2	2.5—18	2.5—8	1.8—18	(2.5)2.7—12.1(18.0)	1.1—18	15.1—48.3	29.4
3		0.55—4.10	0.15—3.87	0.36—3.46	0.15—3.85	25.5—75.4	50.5
4	17—21	17—21	11—25	12—32	12—25	2.8—12.6	8.4
5	17—22	17—22	10—40		10—40	9.4—25.4	13.4
6					0.7—3.6	15.2—28.9	20.3
7					0.10—0.67		

Примечание. **1* — диаметр створки, мкм; *2* — высота загиба створки, мкм; *3* — отношение высота/диаметр; *4* — число рядов ареол в 10 мкм; *5* — число ареол в 10 мкм; *6* — длина шипов, мкм; *7* — отношение диаметра кольцевидной диафрагмы к диаметру створки.

чения к минимальному составляет 1.5. В исследованных выборках *A. subborealis* мы наблюдали значительно больший диапазон изменчивости высоты загиба створки, а для *A. subarctica* зафиксировали меньшие значения этого признака по сравнению с литературными данными (см. таблицу). Максимальное значение этого признака (8.8 мкм) у *A. subborealis* отмечали C. Gibson с соавт. (2003). Небольшая высота загиба створки является одним из отличительных признаков *A. subborealis* от *A. subarctica* (Denys et al., 2003), и значения этого признака у последнего действительно больше такового, *A. subborealis* (см. таблицу), как и отношение максимального среднего значения к минимальному — 2.7. В целом диапазоны величины высоты загиба створки у обоих видов перекрываются, но этот признак по коэффициенту вариации менее изменчив у *A. subborealis*, чем у *A. subarctica* (см. таблицу).

Диапазон изменчивости отношения высоты загиба створки к ее диаметру и средние значения этого признака у *A. subborealis* меньше, чем у *A. subarctica* (рис. 1, *в*), хотя средние значения высоты загиба створки в некоторых популяциях *A. subarctica* (оз. Тундровое — 0.52) были близки к таковым *A. subborealis* (0.43—0.46). Отношение максимального среднего значения к минимальному у этого вида небольшое (1.0). Наименьшее значение у *A. subborealis* этого признака зафиксировано в нашем материале (см. таблицу). Gibson с соавт. (2003) зафиксирова-

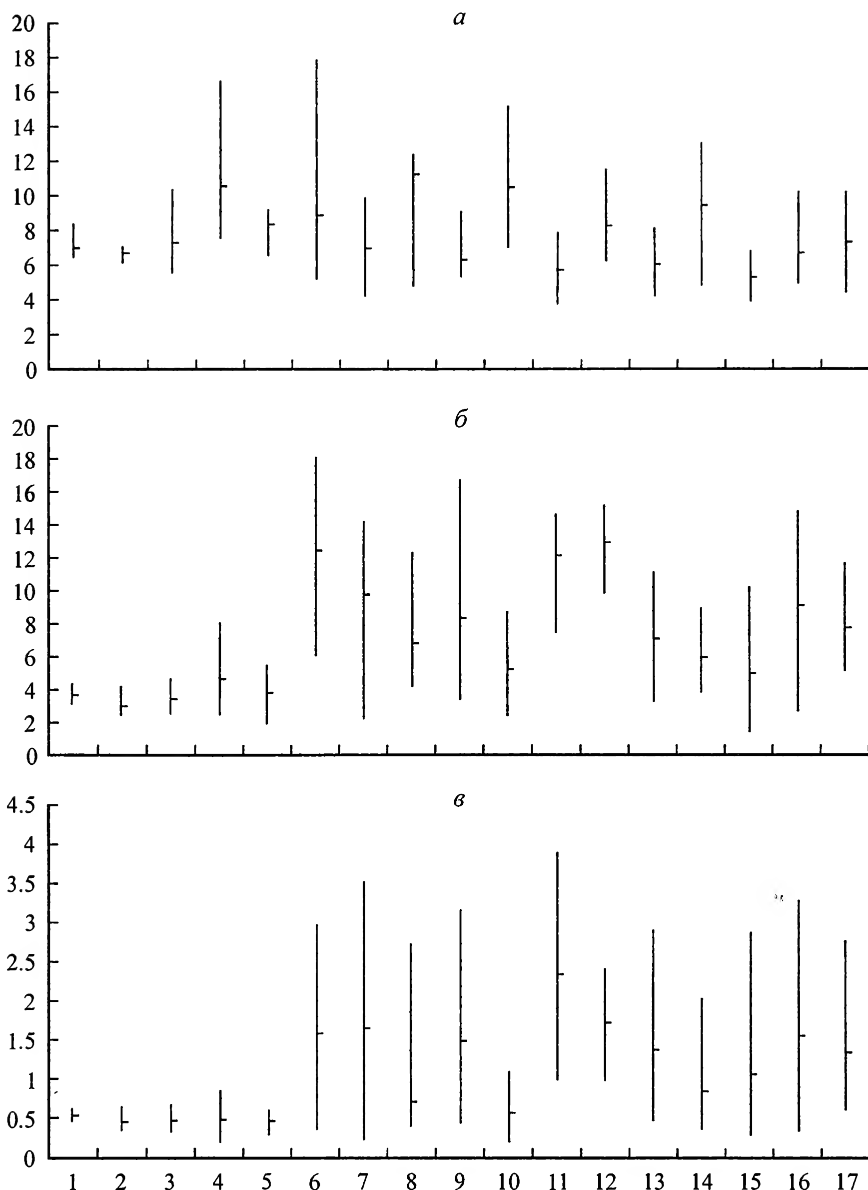


Рис. 1. Изменчивость морфологических признаков в исследованных выборках.

По оси абсцисс — номера выборок (соответствуют номерам в разделе «Материал и методика»), по оси ординат — размах признака (вертикальная линия) и его среднее арифметическое значение (точка). *а* — диаметр створки в мкм, *б* — высота загиба створки в мкм, *в* — отношение высоты загиба створки к ее диаметру, *г* — число рядов ареол в 10 мкм, *д* — число ареол в 10 мкм ряда, *е* — длина шипов в мкм.

ли у этой формы очень большие значения отношения (2.9), характерные для *A. subarctica* (см. таблицу). По данным Denys с соавт. (2003), отношение высоты загиба створки к диаметру увеличивается с возрастанием размера (вероятно, диаметра). В нашем материале такая зависимость у *A. subborealis* не прослеживалась, а для *A. subarctica*, скорее, наблюдалась обратная зависимость (рис. 2, *а*). Denys с соавт. (2003) считают, что если сравнивать створки близкого диаметра *A. subborealis* и

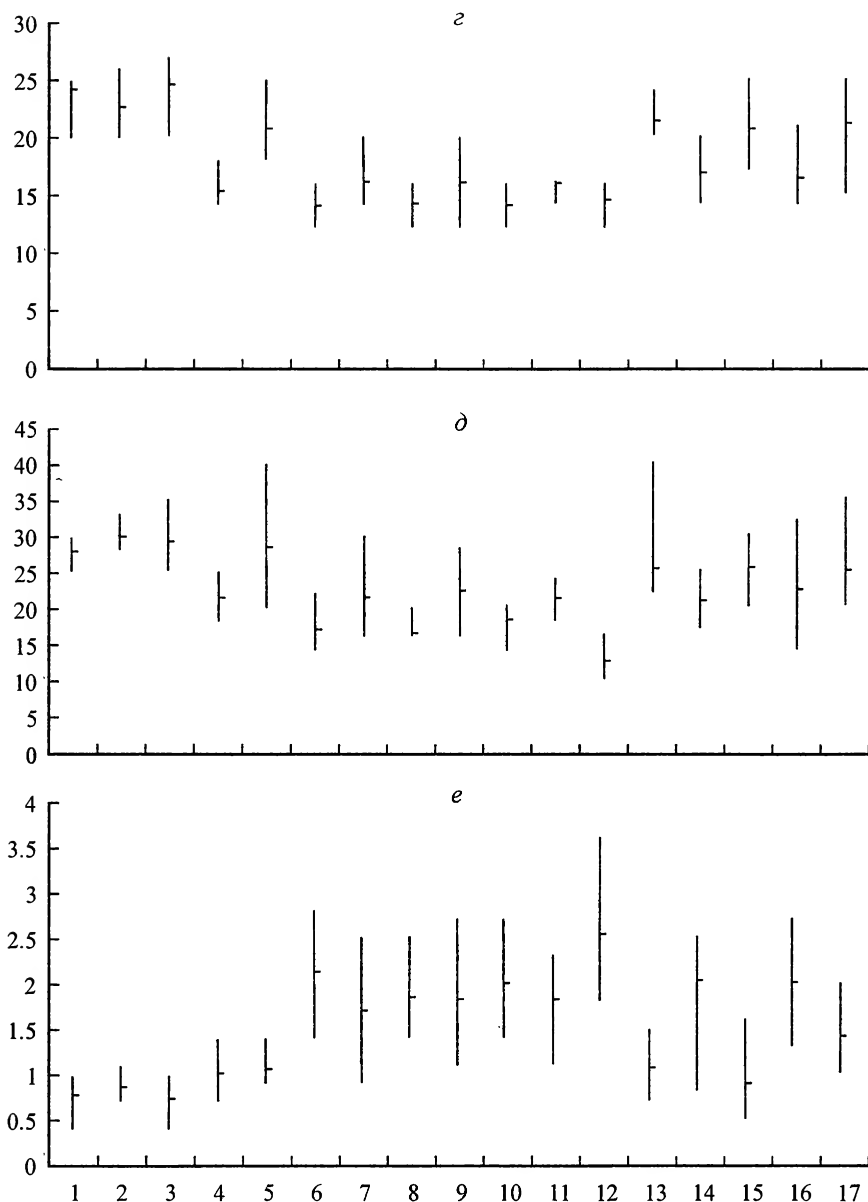


Рис. 1 (*продолжение*).

A. subarctica, то у последнего отношение высоты загиба створки к диаметру будет больше единицы, а у *A. subborealis* заметно меньше единицы. Действительно, при рассмотрении средних значений диаметра створки и упомянутого отношения такая зависимость наблюдается (рис. 2, *а*), однако при рассмотрении данных из выборок по этим двум видам из Иваньковского водохранилища наблюдаются близкие значения отношения, либо как у *A. subarctica* около единицы (рис. 3, *а*), т. е. по данному признаку отсутствует четкий гиатус.

Диапазон изменчивости числа рядов ареол в 10 мкм и его среднее значение сильно варьируют от выборки к выборке у обоих видов, и, по нашим данным,

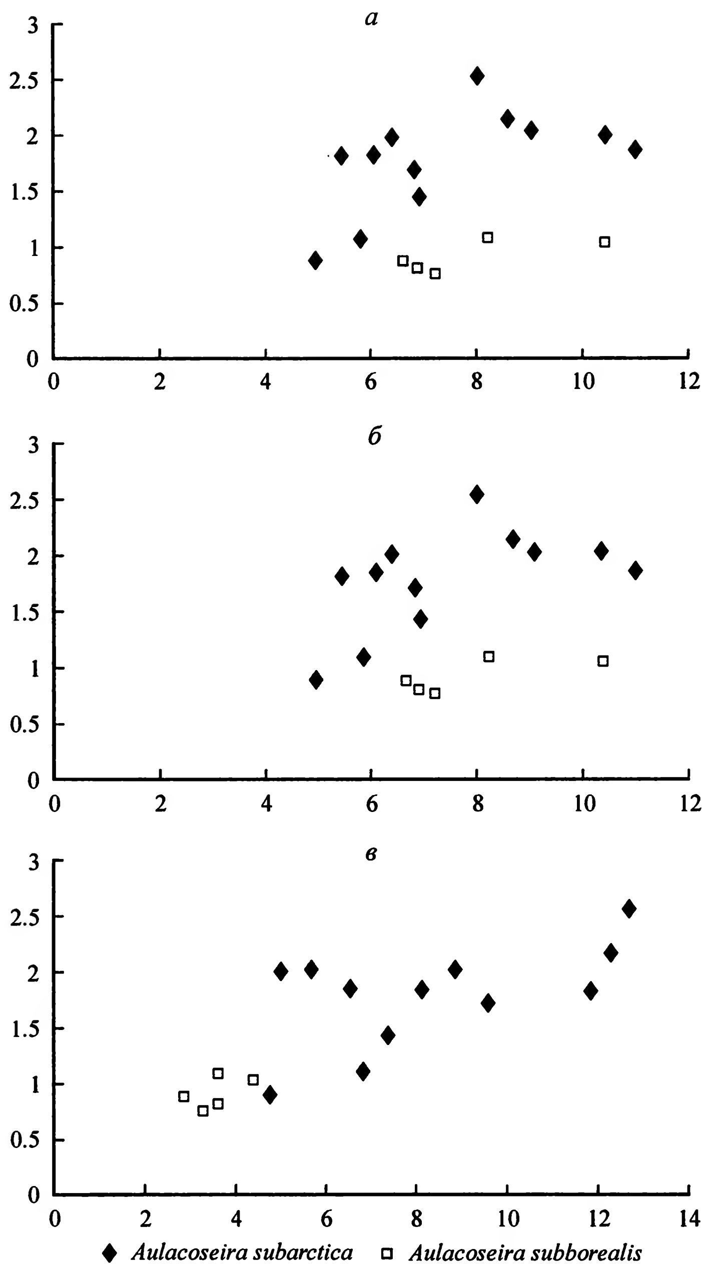


Рис. 2. Зависимости между морфологическими признаками (средними арифметическими значениями исследованных выборок).

а: по оси абсцисс — диаметр створки в мкм, по оси ординат — отношение высоты загиба створки к ее диаметру, *б*: по оси абсцисс — диаметр створки в мкм, по оси ординат — длина шипов в мкм, *в*: по оси абсцисс — высота загиба створки в мкм, по оси ординат длина шипов в мкм, *г*: по оси абсцисс — отношение высоты загиба створки к диаметру, по оси ординат — длина шипов в мкм.

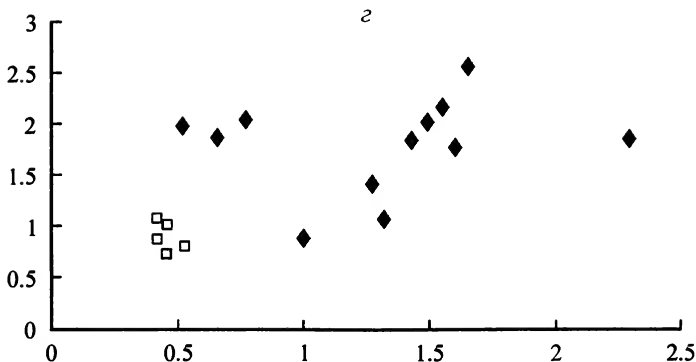


Рис. 2 (*продолжение*).

у *A. subborealis* он шире, чем приводится в литературе за счет меньших минимальных значений этого признака (см. таблицу). Отношение максимального среднего значения этого признака к минимальному у *A. subborealis* (1.6) и *A. subarctica* (1.5) близкое. У 11 исследованных популяций *A. islandica* отношение также имеет сходную величину — 1.6 (Генкал, 1993). Эти диапазоны у обоих видов перекрываются, но коэффициенты вариации этого признака значительно больше у *A. subarctica* (см. таблицу). Denys с соавт. считают, что по этому признаку между *A. subborealis* и *A. subarctica* имеется хороший гиатус (соответственно 17—21 и 20—28; см. таблицу), однако, согласно нашим данным, наблюдается практически полное перекрывание как самих диапазонов изменчивости этого признака, так и хорошее совпадение его средних значений в исследованных популяциях (*A. subborealis* — 15.3—24.5; *A. subarctica* — 13.9—21.2). Отношения максимальных средних значений этого признака к минимальным составляют соответственно 1.6 и 1.5. Число ареол в 10 мкм в исследованных выборках, как по диапазонам изменчивости, так и средним значениям варьируют в значительной степени как у *A. subborealis*, так и у *A. subarctica* (рис. 1, *д*; см. таблицу) По нашим данным, диапазон изменчивости этого признака значительно больше, чем приводится в литературе (см. таблицу) и близок к данным C. E. Gibson с соавт. (2003). Для *A. subborealis* и *A. subarctica* диапазоны изменчивости числа ареол в 10 мкм совпадают по максимальным значениям, но по минимальным несколько отличаются (см. таблицу). Средние значения этого признака в исследованных выборках у *A. subborealis* (21.9—29.1) несколько больше, чем у *A. subarctica* (12.3—25.2), и отношения максимальных значений к минимальным составляют 1.3 и 2.0 соответственно. По нашим данным, это отношение у *A. islandica* имеет меньшее значение (1.2), а у других представителей *Centrophyceae* варьируют в таких же пределах (*Cyclostephanos* — 1.7; *Stephanodiscus* — 1.1—1.4) (Генкал, 1993), как и у *A. subborealis* и *A. subarctica*. Значения коэффициентов вариации у первого меньше, чем у *A. subarctica* (см. таблицу). L. Denys с соавт. (2003) считают, что по числу ареол в 10 мкм между *A. subborealis* и *A. subarctica* имеется хороший гиатус (25—38 и 17—22 соответственно), по нашим данным, такой гиатус отсутствует (см. таблицу).

Одним из основных диагностических признаков для разграничения *A. subborealis* и *A. subarctica* является длина шипов (Denys et al., 2003). По нашим данным, длина шипов у *A. subborealis* меньше, чем у *A. subarctica* по диапазонам изменчивости и средним значениям (рис. 1, *е*), однако в некоторых популяциях наблюдаются сходные величины среднего значения этого признака (*A. subborealis* — 0.7—1.0; *A. subarctica* — 0.8 (оз. Саранское), 1.0 (Приморское водохранилище), т. е. четкого

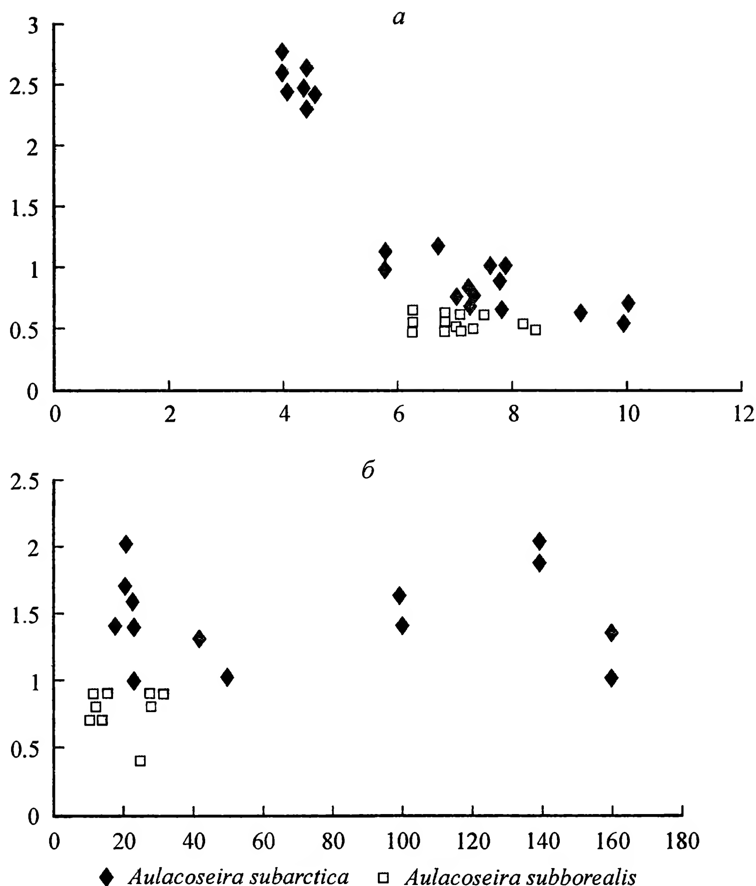


Рис. 3. Зависимости между морфологическими признаками в выборках из Иваньковского водохранилища.

По оси абсцисс — диаметр створки в мкм (*а*), длина колонии в мкм (*б*); по оси ординат — отношение высоты загиба створки к ее диаметру (*а*), длина шипов в мкм (*б*).

гиатуса по этому признаку между двумя видами нет. Коэффициенты вариации этого признака у обоих видов имеют сходные значения (см. таблицу). У некоторых других представителей рода (*A. baicalensis* (K. Meyer) Sim., *A. islandica*) также наблюдается значительная изменчивость как длины шипов, так и их формы (Babanazarova et al., 1996; Поповская и др., 2002). Поскольку длина шипов относится у *A. subborealis* к важнейшим морфологическим особенностям в плане отличия от *A. subarctica* (Denys et al., 2003), мы попытались найти связь между этим и другими признаками (рис. 2). Достоверная корреляция обнаружена между длиной шипов и высотой загиба створки и соответственно отношением высота загиба створки/диаметр ($r^2 = 0.61$, Fstat = 23.5; $r^2 = 0.32$, Fstat = 7.1). Вместе с тем значимой связи между длиной шипов и длиной колонии мы не обнаружили (рис. 3, *б*). Если оценивать таксономическую ценность исследованных признаков у этих видов по средним значениям коэффициентов вариации, то порядок расположения по их нисходящей значимости почти полностью совпадает, и в разряд наименее вариабельных попадают признаки, характеризующие плотность ареол на загибе створки (число рядов и ареол в 10 мкм), наиболее вариабельных — размерные признаки (см. таблицу). Длина шипов занимает промежуточное значение (см. таблицу). Аналогичное рас-

положение признаков характерно для *A. islandica* и представителей других родов *Centrophyceae*: *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos*, *Actinocyclus* (Генкал, 1993).

По нашим наблюдениям, отношение ширины кольцевидной диафрагмы к диаметру створки у *A. subborealis* больше, чем приводится в литературе, но вместе с тем значения этого отношения полностью перекрываются с таковыми *A. subarctica* (см. таблицу). L. Denys с соавт. (2003) отмечают, что данное отношение у *A. subborealis* приблизительно постоянно (0.23—0.25), что не совпадает с нашими данными. В исследованных выборках *A. subarctica* это отношение имеет близкий диапазон значений (см. таблицу). L. Denys с соавт. (2003) указывают, что кольцевидная диафрагма у *A. subborealis* имеет утолщенное внутреннее кольцо, которое у *A. subarctica* менее заметно или совсем отсутствует. Действительно, у некоторых форм *A. subarctica* диафрагма имеет небольшие размеры, и такое кольцо отсутствует (табл. II, *7*), но обычно диафрагма у этого вида имеет размеры, сходные с *A. subborealis*, и также с утолщенным внутренним кольцом (ср. табл. I, *3* и табл. II, *8*, *9*).

В нашем материале у *A. subborealis* мы наблюдали короткие колонии от одной до нескольких клеток (табл. I, *1*, *2*). Для *A. subarctica* характерны более длинные колонии (рис. 3, *б*, табл. I, *10*), хотя встречаются и короткие — от одной до нескольких клеток (табл. II, *2*). L. Denys с соавт. (2003) наблюдали колонии по 2—4 клетки.

Лицевая поверхность створки *A. subborealis* всегда ареолирована полностью (табл. I, *2*) или перфорации расположены в краевой зоне (табл. I, *9*), что соответствует литературным данным (Denys et al., 2003). У *A. subarctica* ареолы на лицевой части створки отсутствуют (табл. I, *10*, *11*; II, *2*), редко они расположены в краевой зоне (табл. II, *3*), иногда на всей поверхности (табл. II, *4*, *10*). L. Denys с соавт. (2003) считают ареолированность лицевой части створки признаком, отличающим *A. subborealis* от *A. subarctica*, однако наши вышеприведенные данные не подтверждают этого.

Шипы у *A. subborealis* и *A. subarctica* одинаковые по форме — конусовидные, заостренные (табл. I, II). В основании шипов у *A. subborealis* отсутствует ареола (табл. I, *1—9*). У *A. subarctica* такие ареолы также отсутствуют (табл. I, *11—12*; II). В некоторых случаях даже на одной створке расстояние от основания шипов до первой ареолы ряда на загибе створки варьирует (табл. II, *9*). L. Denys с соавт. (2003) считают отсутствие ареолы в основании шипов у *A. subborealis* хорошим отличительным признаком от *A. subarctica*, у которого, по их мнению, такие ареолы имеются. Вероятно, это зависит от того, под каким углом рассматривается створка, и наши данные показывают, что по этому признаку нет четкого гиатуса между этими видами.

При исследовании материала мы встречали разломанные створки, однако найти двугубые выросты у *A. subborealis*, к сожалению, не удалось. L. Denys с соавт. (2003: pl. III, fig. 27) приводят одну микрофотографию внутренней части разрушенной створки, на которой заметен двугубый вырост вблизи кольцевидной диафрагмы, с которой он сливается. В литературе приводятся электронные микрофотографии (СЭМ) внутренней части двугубого выроста у *A. subarctica*, который располагается возле кольцевидной диафрагмы (Likhoshway, Crawford, 2001) или на некотором расстоянии от нее (Siver, Kling, 1997). L. Denys с соавт. (2003) отмечают, что внешнее отверстие выроста у *A. subborealis* незаметнее и, вероятно, оно связано с ареолой, с которой начинается ряд на загибе створки. Точное число выростов они не определили, но считают, что оно небольшое (Denys et al., 2003), у *A. subarctica* их два (Likhoshway, Crawford, 2001) или 1—2 (Усольцева, 2005). Мы также пыта-

лись найти отверстие двугубого выроста у *A. subborealis* с внешней поверхности, и нам встречались две близко расположенные ареолы вблизи кольцевидной диафрагмы, и, возможно, что меньшая из них и является отверстием двугубого выроста (табл. I, *4*). Это предположение возникло в связи с тем, что у *A. subarctica* внешнее отверстие двугубого выроста также располагается вблизи кольцевидной диафрагмы и выходит либо в удлиненную первую ареолу (табл. II, *5*), либо аналогично описанному для *A. subborealis* (табл. II, *6*). Первый вариант расположения двугубого выроста у *A. subarctica* с наружной поверхности наблюдали и другие исследователи (Likhoshway, Crawford, 2001; Поповская и др., 2002; Усольцева, 2005). L. Denys с соавт. (2003) считают, что особенности строения двугубого выроста являются хорошим диагностическим признаком для различения *A. subborealis* и *A. subarctica*. По нашему мнению, вывод, основанный на единственной микрофотографии двугубого выроста *A. subborealis* и трех *A. subarctica* (Likhoshway, Crawford, 2001), преждевременен. Исследование внутривидовой изменчивости некоторых видов рода *Aulacoseira*, в том числе и такого признака, как двугубые выросты, показало, что их число, форма и расположение у *A. ambigua* (Grun.) Sim., *A. granulata* (Ehr.) Sim., *A. islandica* варьируют (Усольцева, 2005). Что касается *A. subarctica*, то в популяции из Нижней Оби 1—2 двугубых выроста в виде прямой или изогнутой трубки лежат на кольцевидной диафрагме или вблизи нее, и даже на створках одной колонии форма выростов может варьировать (Усольцева, 2005). В популяции из оз. Курильское двугубые выросты сидячие и лежат на кольцевидной диафрагме (Усольцева, 2005: рис. 3, *е—з*, *к*) аналогично *A. subborealis* (Denys et al., 2003: pl. III, fig. 27). Вышесказанное свидетельствует о том, что число, форма и расположение двугубых выростов у некоторых видов — достаточно вариабельный признак, и в данном случае без изучения его изменчивости у *A. subborealis* выводы о его таксономической значимости преждевременны.

По нашим данным, *A. subborealis* вегетирует в мае—июне (Пертозеро, Каневское водохранилище, болото Безымянное) и августе (Иваньковское водохранилище, р. Линда). В Куйбывшевском водохранилище мы этот вид также наблюдали в середине июня 1990 г. *A. subarctica* развивается обильно в водоемах разной трофности в течение весны, лета, осени и даже зимой, причем иногда вместе с *A. subborealis*. По нашим наблюдениям, в оз. Саранском *A. subarctica* доминировал в планктоне в течение декабря 2003—марта 2004 г., а в оз. Красном — весной (апрель 2004 г.) и летом (июль—август 2004 г.). В Обской и Тазовской губах *A. subarctica* доминировал с июля по сентябрь 1987 г. По данным И. С. Трифоновой (1994), *A. subarctica* является субдоминантом весной и осенью в олиготрофных и мезотрофных водоемах. L. Denys с соавт. (2003) считают, что *A. subarctica* развивается обильно весной, а *A. subborealis* — поздним летом, что наряду с морфологическими отличиями свидетельствует в пользу таксономической (видовой) самостоятельности последнего. Наши и вышеприведенные литературные данные не подтверждают четкого разделения развития *A. subborealis* и *A. subarctica* по времени.

Результаты исследования морфологической изменчивости диагностических признаков *A. subborealis* и *A. subarctica*, а также экологических особенностей этих видов не подтверждают точку зрения ряда исследователей (Denys et al., 2003) о видовой самостоятельности первого. По нашему мнению, *A. subborealis* является морфотипом *A. subarctica*. Подобно этому у *A. subborealis* в оз. Байкал весной наблюдаются два сходных морфотипа: *baicalenasis* и *islandica*, различающихся плотностью расположения ареол на загибе створки (Babanazarova et al., 1996). Наличие морфотипической изменчивости известно и для других представителей

Centrophyceae. Так, ранее было известно два вида *Stephanodiscus* (*S. hantzschii* Grun. и *S. tenuis* Hust.) (Huber-Pestalozzi, 1942). Позднее было показано, что это 2 морфотипа (грубо и нежноструктурный) одного вида *S. hantzschii* (Генкал, Корнева, 1990). Аналогичные примеры можно привести для рода *Cyclotella* (*C. stelligera*) (Генкал, 1992). На основании изучения обширных материалов по морфологии, физиологии, экологии и палеоэкологии *A. subarctica*, в том числе и формы с морфологией *subborealis*, С. E. Gibson с соавт. (2003) не стали выделять его в качестве самостоятельного таксона и рассматриваются как часть континуума *A. subarctica*. Приводим диагноз последнего на основе наших и литературных данных.

Aulacoseira subarctica (O. Müller) Haworth emend. Genkal (Генкал, 1999: 43, 44). — *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müller, 1906: 78. — *M. italica* var. *subborealis* Nygaard, 1956: 74. — *Aulacoseira italica* subsp. *subarctica* (O. Müller) Simonsen, 1979: 60. — *A. subarctica* f. *subborealis* (Nygaard) Haworth, 1988. — *A. subborealis* (Nygaard) Denys, Muylaert et Krammer, 2003, 410.

Панцирь цилиндрический. Створки круглые, плоские, 3—20 мкм в диам. Ареолы на лицевой части створки отсутствуют, расположены только у края или по всей поверхности. Загиб створки 1.1—1.8 выс., отношение высоты к диаметру створки 0.15—3.87. Ареолы в продольных спиральных, реже прямых рядах, переходящих на основание соединительных шипов, 11—25 рядов в 10 мкм, ареол в ряду 10—40 в 10 мкм. Шейка низкая или высокая. Кольцевая борозда неглубокая, ширина кольцевидной диафрагмы варьирует (отношение диаметра диафрагмы к диаметру створки 0.10—0.67). Соединительные шипы остроконечные, 0.7—3.6 мкм дл. Ауксоспоры шаровидные.

Широко распространенный в континентальных водоемах вид. Вегетирует в течение всего года в олиготрофных, мезотрофных водоемах.

Заключение

Изучение 5 популяций *A. subborealis* и 12 популяций сходного по морфологии вида *A. subarctica* показало значительную морфологическую изменчивость как количественных (диаметр створки и ее загиб, число рядов и ареол в 10 мкм, длина шипов, размер кольцевидной диафрагмы), так и качественных (ареолированность лицевой части створки) признаков. Наименее вариабельными оказались признаки, характеризующие плотность ареол на загибе створки, а наиболее лабильными — размерные признаки. Перекрывание признаков и отсутствие гиатуса между этими видами, а также сходные экологические особенности свидетельствуют о том, что *A. subborealis* является частью континуума *A. subarctica*, и его следует свести в синонимы последнего.

Благодарности

Выражаем благодарность за предоставленные материалы коллегам А. А. Гончарову, Л. Г. Корневой, Е. В. Лепской, Н. В. Майстровой, А. Г. Охапкину, Г. И. Поповской, И. С. Трифоновой.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48173) и «Фонда содействия отечественной науке».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—90.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

Генкал С. И. Внутривидовая изменчивость пресноводных диатомовых водорослей класса *Centrophyceae* / Дис. ... д-ра биол. наук. Борок, 1993. 376 с.

Генкал С. И., Иешко Т. А., Чекрыжева Т. А. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. Пертозеро. I. *Centrophyceae* // Альгология. 1997. Т. 7. № 3. С. 297—300.

Генкал С. И., Корнева Л. Г. Морфология и систематика некоторых видов рода *Stephanodiscus* Ehr. // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 219—236.

Генкал С. И., Поповская Г. И. Центрические диатомовые водоросли Селенгинского мелководья озера Байкал // Биол. внутр. вод. 2003. № 2. С. 9—14.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Bacillariophyta малых притоков Ладожского озера. I. *Centrophyceae* // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 4. С. 533—538.

Генкал С. И., Трифонова И. С. Материалы к флоре *Bacillariophyta* р. Нарвы и Нарвского водохранилища. I. *Centrophyceae* // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 5. С. 693—697.

Генкал С. И., Ярушина М. И. Материалы к флоре диатомовых водорослей (*Centrophyceae*) водоемов Среднего Урала // Биол. внутр. вод. 2002. № 2. С. 27—32.

Давыдова Н. Н., Моисеева А. И. Род *Aulacoseira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. 2. Вып. 2. С. 76—85.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: Атлас-определитель. Новосибирск, 2002. 168 с.

Скабичевский А. П. Диатомовые водоросли пресных вод СССР. М., 1960. 350 с.

Трифонова И. С. Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 73 с.

Усольцева М. В. Исследование внутривидовой вариабельности некоторых видов рода *Aulacoseira* Thwaites из различных мест обитания: Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2005. 150 с.

Babanazarova O. V., Likhoshway Ye. V., Sherbakov D. Yu. On the morphological variability of *Aulacoseira subborealis* and *Aulacoseira islandica* (*Bacillariophyta*) of Lake Baikal, Russia // Phycologia. 1996. Vol. 35. N 2. P. 113—123.

Denys L., Muylaert K., Krammer K. et al. *Aulacoseira subborealis* stat. nov. (*Bacillariophyta*): a common but neglected plankton diatom // Nova Hedwigia. 2003. Vol. 77. N 3—4. P. 407—427.

Gibson C. E., Anderson N. J., Haworth E. Y. Aulacoseira subarctica: taxonomy, physiology, ecology and paleoecology // Eur. J. Phycol. 2003. Vol. 38. N 2. P. 83—101.

Haworth E. Y. Distribution of diatom taxa of the old genus *Melosira* (now mainly *Aulacoseira*) in Cumbrian waters // Algae and the aquatic environment. Bristol, 1988. P. 138—167.

Huber-Pestalozzi G. Das phytoplankton des Süsswasser. Systematik und Biologie // Thienemann's Binnengewässer. II. Diatomeen. 1942. Bd 16. H. 2. S. 367—549.

Likhoshway Y. V., Crawford R. M. The rimoportula — a neglected feature in the systematics of *Aulacoseira* // Proceed. 16th International Diatom Symposium. Athens & Aegean Island, 2001. P. 33—47.

Müller O. Pleomorphismus, Auxosporen und Dauersporen bei *Melosira* — Arten // Jahrb. Wiss. Bot. 1906. Bd 43. S. 1—466.

Nygaard G. The ancient and recent flora of diatoms and *Centrophyceae* in Lake Gribsø // Flora Limnol. Scand. 1956. Vol. 8. P. 32—94, 253—262.

Simonsen R. The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9—71.

Siver P. A., Kling H. Morphological observations of *Aulacoseira* using scanning electron microscopy // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. P. 1807—1835.

SUMMARY

Variability of morphological features (a valve diameter and the height of its mantle, the number of rows and areolae in 10 μ m on the mantle, a spine length, the size of ring-shaped diaphragm, density of areolae on the front surface of the valve) was studied in 17 populations of morphologically similar centric diatoms, *Aulacoseira subborealis* and *A. subarctica*. Their significant variability and overlapping are shown. The absence if hiatus in morphological features between these species and vegetating in the some period in waterbodies of similar trophy testifies against identification of *A. subborealis* as an independent taxon and the necessity to bring the latter to the synonymy of *A. subarctica*.

УДК 582.736 (470.5) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© М. С. Князев

ВИДЫ РОДСТВА *ASTRAGALUS KARELINIANUS* (*FABACEAE*) НА УРАЛЕ

M. S. KNYASEV. *ASTRAGALUS KARELINIANUS* (*FABACEAE*) AND RELATED SPECIES IN THE URALS

Ботанический сад Уральского отделения РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: knysev_botgard@mail.ru
Поступила 29.04.2008
Окончательный вариант получен 31.10.2008

Рассматривается агрегат *Astragalus karelinianus* M. Pop. — виды и расы, распространенные на Урале и Зауралье, в сравнении с близкими сибирскими видами. Показано, что *Astragalus karelinianus* распадается на западную и восточную расу, последняя описывается как самостоятельный вид *A. neo-karelinianus*. Западная раса также имеет тенденцию к дифференциации на типовую (белоцветную) и пурпурноцветную (var. *violaceus*). Обсуждается типификация *A. ortholobus* Bunge.
Ключевые слова: *Astragalus*, секция, *Xiphidium*, Урал, систематика, новый вид.

В 2006 г. мы провели полевые исследования изменчивости *Astragalus karelinianus* в западной части его ареала — в пределах полосы известняковых увалов, протянувшихся в меридиональном направлении между реками Сакмара и Белая. Прежде всего нас интересовало распространение пурпурноцветной формы *Astragalus karelinianus* var. *violaceus* Knjasev et Kulikov. Если бы распространение этой формы носило характер викарирующей расы, то ее таксономический статус мог быть повышен. Однако было показано, что лишь в некоторых популяциях (например, на известняковом массиве к юго-востоку от с. Тазларово) доля пурпурноцветной формы составляет 100 %; большей частью, популяции в пределах исследованного региона полихромны, а доля пурпурноцветной формы составляет лишь 1—10 %. Тем не менее наблюдение *A. karelinianus* в природе во многих местонахождениях убедило нас, что все растения западной части ареала этого вида, вне зависимости от окраски цветков, хорошо отличаются от образцов из восточной части его ареала (которые исследовались нами ранее, в течение ряда лет). *A. karelinianus* s. l. из восточной части ареала во время цветения напоминает представителей секции *Helmia*, особенно *Astragalus helmii* Fisch., отличается довольно густыми куртинами (у более мелких и низких экземпляров вполне той же формы, что и у *A. helmii*), весьма густо прижато опушенными (серебристыми) листочками, по форме и размеру близкими к типичным у *A. helmii*, желтоватыми цветками (той же величины и окраски, что и у *A. helmii*) в компактных, почти зонтиковидных кистях. Еще большее сходство у восточной расы *A. karelinianus* — с южно-сибирским эндемиком *A. macroceras* C. A. Mey. (секция *Xiphidium*), от которой наиболее устойчиво отличается преимущественно несколько иной окраской цветков, относительно более длинными цветоносами. Западная (типовая) форма *A. karelinianus* совершенно не ассоциируется с видами секции *Helmia* и превосходно отличается от *A. macroceras*, скорее, напоминает *A. temirensis* M. Pop. (из секции *Xiphidium*). Для западной расы *A. karelinianus* характерны в среднем более длинные (чем у восточной расы), приподнятые над субстратом или стелющиеся многолетние побеги, формирующие рыхлые куртины, более узкие, довольно скудно опушенные (зеленые) листочки, более мелкие чисто белые или пурпурные цветки. Внимательное исследование на обширном материале гербариев UFA, SVER показало наличие еще ряда признаков, отличающих западную и восточную расу. Проведенные исследования убедили нас, что *Astragalus ka-*

relinianus распадается на две географические расы видового уровня. Поскольку типовой формой является *A. karelinianus* из западной части ареала (Князев, Куликов, 2004), восточная раса нами описывается как самостоятельный, новый для науки вид.

Astragalus neokarelinianus Knjasev sp. nov. — *A. karelinianus* M. Pop., 1946, во Фл. СССР 12 : 695, p. p., exl. typo; Yakovlev et al., 1996, Legum. North. Euras.: 256, p. p.; Васильева, 1987, во Фл. европ. части СССР 6 : 72, p. p. min., quoad invent. in Tschelyabisk reg. et Baschkiria orientalis; Куликов, 2005, Конспект фл. Челяб. обл.: 239.

Suffrutex sat dense ramosus, 8—15 cm alt., surculis perennis 3—10 cm lg., 1.5 mm diam.; caules hornotini 2.5—10 cm alt., ab pilis densos appressos albidi. Stipulae lanceolatae, liberae, sursum directae, vel (inferiorae) declinate, modice appresse nigro et albo pilosae. Folia media (juxta scapum infimum) 3—8 cm lg., petiolo rachide 2—2.5-plo breviore, 0.5—0.7 mm lt.; foliola 6—9-juga, elliptica bis oblonga (raro ad linearis) 7—20 mm lg., 2—5 mm lt., utrinque pilis adpressis dense obsita (argentea). Pedunculi foliis sesqui-duplo longiores vel subaquilongi, viriduli, sparse hirsuti; racemi densi bis subumbellati (rachis 5—15 mm lg.), 3—7-flori; bracteae ovatae, acutae, 1—1.5 mm lg.; pedicelli 1.5—2 mm lg. Calyx campanulato-tubulosus, ad vexilum sat profunde fissus, anthesi 6—7.5 mm lg., 2.5—3 mm lt., fructificationi 7.5—8 mm lg., 3—3.5 mm lt., breviter appressim albo, admixtis nigro hirsutus, dentibus 1—2 mm lg. Carolla ochroleuca. Vexillum obovatum, 17—20 mm lg., 7—8 mm lt., apice emarginata; alae 16—17 mm lg., laminae oblongo-obovatae, apice oblique truncatae, plus minusve emarginatae, ungue subaequilongae; carine 11—13 mm lg. Legumina vaga, biloculata, oblonga, subrecta, 20—27 mm lg., 2.5—3.2 mm lt., dorso (latere carinam spectante) sulcata, ventre sutura prominenti, pilis brevis albis et nigris subappressis admixtis albis longiis (0.75—1 mm lg.) subpatentis vestita. Semina, 3 mm lg., 1 mm lt. (fig. 1, *1*).

Typus. Tschelyabisk reg., distr. Werhneuraljsk, 3 km ad boreali-orientem oppid. Wyatskyj, mons Synyaya (738 m), 19 VII 1999, P. Kulikov (holo — LE, iso — SVER), fl., fr.

Affinitas. Ab *A. kareliniani* M. Pop. corola ochroleuca, longioribus 17—20 mm lg. (nec alba vel purpurea, 14—18 mm lg.), calycibus longioribus et latioribus ad 7.5 mm lg. et 3 (3.5) mm lt. (nec anthesi 5—6.5 mm lg. et 2 mm lt., fructificationi ad 2.5 mm lt.), petiolis foliorum medium (juxta scapum infimum) longioribus et latioribus, rachide 2—2.5-plo (nec 3—5-plo) breviore, 0.5—0.7 mm lt. (nec 0.3—0.5 mm lt.), foliolis pro medio latioribus et plus dense pilosis (argenteis nec viridis), leguminibus latioribus, 3 mm lt. (nec 2—2.5 mm lt.) et relative brevioribus (2.5—3-plo nec 3—4.5-plo calyce superantibus) pilis longioribus (0.75—1 mm, nec ad 0.5 mm lg.), subpatentis (nec subadpressis) vestitus bene differt. Ab *A. macrocero* C. A. Mey. floribus ochroleucis, minoribus, 17—20 mm lg. (nec 20—25 mm lg., albis carina apice caerulea), pedunculis relative longioribus ad normam foliis sesqui-duplo superantibus (nec subaequilongis) distat.

Area geographica. Montes Uralenses orientali-australes: juga Wischnjevyje, Yrendyk, Ktykty, in montibus Yegosa, Tscheka et cetera (Baschkiria orientalis et in districtis Tschelyabinsk reg. adjacentibus) (fig. 2, *2*).

Species in honorem cl. Grigorii Karelinii florae Asiae Centralae investigatoris celeberrimis nominatur est.

Густо разветвленный полукустарничек, 8—15 см выс., с многолетними побегами 3—10 см дл.; годичные побеги 2.5—10 см выс., 1.5 мм в диам., беловатые от густых волосков. Прилистники ланцетные, свободные, в стороны или (нижние) книзу отогнутые, умеренно опушенные прижатыми черными и белыми волосками. Средние листья (из пазухи которых отходят нижние цветоносы) 3—8 см дл., с черешком в 2—2.5 раза короче рахиса, 0.5—0.7 мм в поперечнике; листочки в числе 6—9 пар,



Рис. 1. *Astragalus neokarelinianus* (*1*), *A. karelinianus* s. str. (*2*).

1а — общий вид, *2а* — генеративный (годичный) побег; *1б*, *2б* — чашечка (развернутая и естественный вид при цветении); *1в*, *2в* — боб; *1г*, *2г* — флаг; *1д*, *2д* — крыло; *1е*, *2е* — лодочка. Масштабная линейка — 1 см.

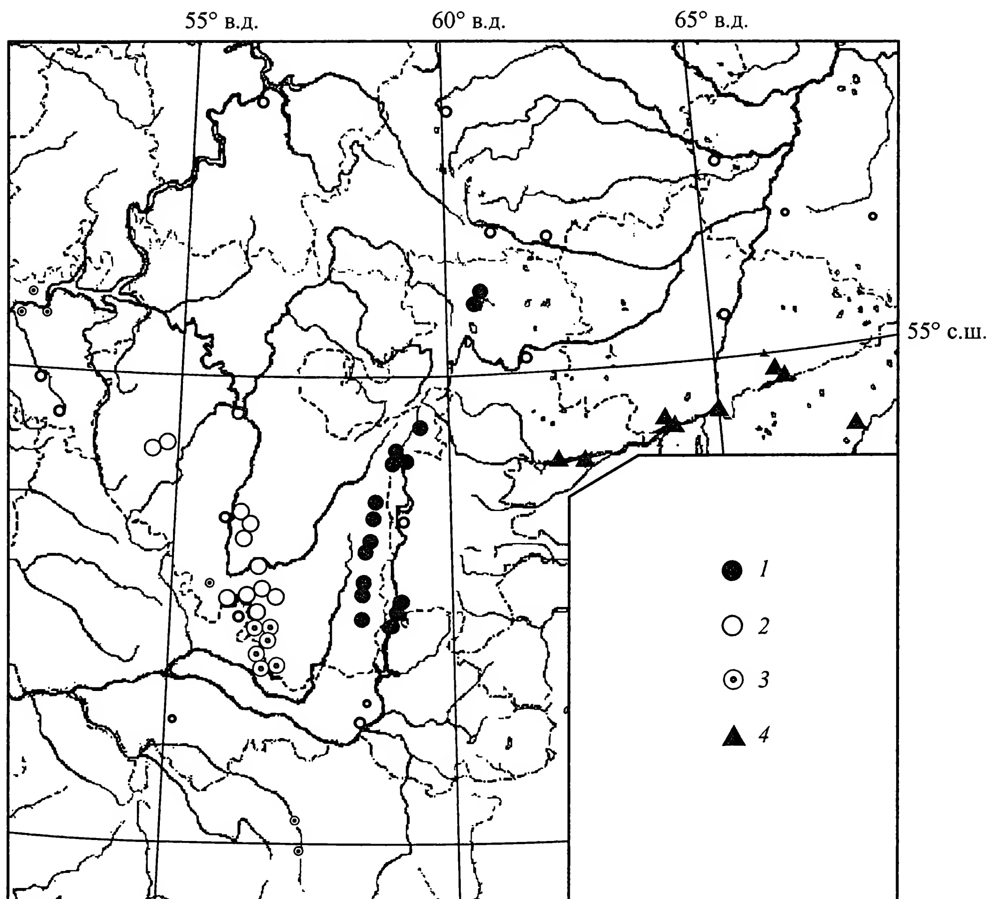


Рис. 2. Распространение на Урале видов агрегата *Astragalus karelinianus* s. l.

1 — *A. neokarelinianus*, *2* — *A. karelinianus* s. str., *3* — *A. karelinianus* (популяции с примесью var. *violaceus*), *4* — *A. austrouralensis*.

от эллиптических до продолговатых (редко линейные) 7—20 мм дл., 2—5 мм дл., с обеих сторон густо опушены прижатыми волосками (серебристые). Цветоносы в полтора-два раза длиннее листьев или почти равны им, рассеянно-волосистые; кисти густые, до почти зонтиковидных (ось соцветия 5—15 мм дл.), 3—7-цветковые; прицветники овальные, острые, 1—1.5 мм дл.; цветоножки 1.5—2 мм дл. Чашечка трубчато-колокольчатая, довольно глубоко вырезанная со стороны флага, во время цветения 6—7.5 мм дл., 2.5—3 мм шир., при плодах 7.5—8 мм дл., 3—3.5 мм шир., короткоприжато белоопушенная, с примесью черных волосков, с зубцами 1—2 мм дл. Венчик желтовато-белый. Флаг обратнояйцевидный, 17—20 мм дл., 7—8 мм шир., на верхушке выемчатый; крылья 16—17 мм дл., с продолговато-обратнояйцевидной пластинкой, на верхушке косо усеченной, более или менее выемчатой, с ноготком, примерно равным пластинке; лодочка 11—13 мм дл. Бобы в стороны расставленные, двугнездные, продолговатые, почти прямые, 20—27 мм дл., 2.5—3.2 мм шир., на спинке (стороне, обращенной к лодочке) бороздчатые, на брюшной стороне с выпуклым швом, опушены короткими белыми и черными, рыхло прижатыми волосками с примесью более длинных (0.75—1 мм дл.) белых, полуоттопыренных волосков. Семена 3 мм дл., 1 мм шир. (рис. 1, *1*).

Тип. Челябинская обл., Верхнеуральский р-н, в 3 км к северо-востоку от пос. Вятский, гора Синяя (738 м), 19 VII 1999, П. В. Куликов (holo — LE, iso — SVER), fl., fr.

Родство. От *A. karelinianus* M. Pop. отличается желтовато-белым, более крупным, 17—20 мм дл. (а не белым или пурпурным, 14—18 мм дл.) венчиком, чашечкой до 7.5 мм дл. и 3 (3.5) мм шир. (а не 5—6.5 мм дл. и 2 мм шир.; при плодах до 2.5 мм шир.), более длинными и более грубыми черешками средних листьев (при нижнем цветоносе), в 2—2.5 раза (а не 3—5 раза) короче рахиса, 0.5—0.7 мм в поперечнике (а не 0.3—0.5 мм в поперечнике), в среднем более широкими и более густо опушенными листочками (серебристыми, а не зелеными), более широкими, 3 мм шир. (а не 2—2.5 мм шир.) и относительно более короткими бобами (в 2.5—3, а не в 3—4.5 раза превосходящими чашечку), опушенными более длинными (0.75—1 мм дл., а не до 0.5 мм дл.) полуоттопыренными (а не рыхло прижатыми) волосками. От *A. macroceras* C. A. Mey. отличается более мелкими (17—20, а не 20—25 мм дл.) желтоватыми цветками (а не белыми, с лиловой верхушкой лодочки), относительно более длинными цветоносами, обычно в 1.5—2 раза превышающими листья (а не примерно им равными).

Распространение. Эндемик восточного склона Южного Урала (восточные районы Республики Башкортостан и прилегающие районы Челябинской обл.) (рис. 2, *2*).

Вид назван в честь знаменитого исследователя флоры Центральной Азии Григория Силыча Карелина.[1]

КЛЮЧ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ВИДОВ АГРЕГАТА *ASTRAGALUS KARELINIANUS* И НЕКОТОРЫХ БЛИЗКИХ ВИДОВ

1. Цветоносы равны или на четверть длиннее листьев, из пазухи которых выходят. Цветки «пестрые» — белые с лиловым пятном на верхушке лодочки (от всех уральских видов также отличаются большими размерами, 20—25 мм дл.). Годичные побеги более толстые, внизу (ниже первого цветоноса) 2—2.5 мм в диам. Листочки эллиптические, густо покрыты прижатыми белыми волосками (серебристые) . . . . *Astragalus macroceras* C. A. Mey. (*A. macrolobus* Bieb.)

\+ Цветоносы в 1.5—2 раза превышают листья, из пазухи которых выходят. Цветки равномерно окрашены (белые, желтоватые, пурпурные) (у всех уральских видов цветки менее 20 мм дл.). Годичные побеги внизу 1—1.5 (2) мм в диам. Листочки, обычно (кроме *A. neokarelinianus*) более узкие, от продолговато-эллиптических до линейных 2

2. Бобы изогнутые, опушены только белыми волосками, со значительной примесью довольно длинных (1—1.5 мм дл.) полуоттопыренных волосков. Цветки беловатые в соцветиях, от головчатых до короткоколосовидных . . . . *A. austrouralensis* Kulikov

\+ Бобы прямые или немного изогнутые, опушены более короткими (до 1 мм дл.) белыми и (хотя бы единичными) черными волосками. Цветки в густых головчатых, нередко почти зонтиковидных соцветиях 3

3. Флаг 22—27 мм дл.; чашечка 8.5 мм дл. Листочки в числе 4—6 пар . . . . . . *A. ortholobus* Bunge[2]

\+ Флаг 14—20 мм дл.; чашечка 5—7.5 мм дл. Листочки в числе (6) 7—9 пар 4

4. Цветки желтоватые, 17—20 мм дл.; чашечка трубчато-колокольчатая, 6—7.5 мм дл., 2.5—3 мм шир. (после цветения, но до разрывания растущим бобом 3—3.5 мм шир.). Бобы 2.5—3.2 шир., в 2.5—3 (3.5) раза превышают чашечку; в их опушении значительна примесь полуоттопыренных волосков 0.75—1 мм дл. Черешок среднего листа (при нижнем цветоносе) в 2—2.5 раза короче рахиса. Листочки с обеих сторон серебристые от густого прижатого опушения, обычно

---

[1] Несмотря на некоторую тяжеловесность, использован эпитет «*neokarelinianus*», поскольку мы хотели сохранить мемориальное название в честь Г. С. Карелина. Как будет показано ниже, название *A. karelinianus*, используемое для близкого вида, скорее всего, должно быть сведено в поздние синонимы *A. ortholobus* Bunge.

[2] Данные приводятся по классическому описанию A. Bunge (1869).

эллиптические, продолговато-эллиптические, редко продолговатые. Годичные побеги внизу (под нижним цветоносом) 1.5—2 мм в диам. . . . . *A. neokarelinianus* Knjasev sp. nov.

\+ Цветки белые или пурпурные, 14—18 мм дл.; чашечка трубчатая, 5—6.5 мм дл., около 2 мм шир. (после цветения до 2.5 мм шир.). Бобы 2—2.5 мм шир., в 3—4.5 раза превышают чашечку; опушены рыхло прижатыми волосками иногда с примесью редких полуоттопыренных волосков 0.25—0.5 мм дл. Черешок среднего листа (при нижнем цветоносе) в 3—5 раз короче рахиса. Листочки серовато-зеленые (с верхней стороны довольно скудно опушенные), продолговатые, линейные. Годичные побеги внизу (под нижним цветоносом) 1—1.5 мм в диам. . . . . *A. karelinianus* M. Pop.

Astragalus ortholobus Bunge

Astragalus ortholobus Bunge, описанный по гербарным сборам с Алтая и Южного Урала (Оренбуржья) (Bunge, 1869), несомненно, относится к рассматриваемому агрегату близких видов. В протологе, в частности, отмечается (Bunge, 1869), что *A. ortholobus* невысокий (во время цветения 10—15 см выс.) полукустарничек, с 4—6-парными продолговато-линейными (2—2.5 мм шир.) листочками, с белыми цветками до 17 мм дл., собранными в кисти около 2 см дл., с линейными бобами до 2.7 мм шир., в 4 раза превышающими чашечку, опушенными белыми и черными прижатыми волосками. Автор вида не выделяет типа, но перечисляет несколько синтипов, в том числе свой собственный сбор с Алтая (по Катуни и Чуе). D. Podlech (1998) в качестве лектотипа *A. ortholobus* выбрал образец, собранный на Урале «prope Orenburg, Eversman» (P), что, по нашему мнению, не вполне корректно. Действительно, в описании A. Bunge (1869) отмечает, что алтайские растения *A. ortholobus* отличаются прямыми, а оренбургские несколько изогнутыми бобами. Таким образом, видовое название относится прежде всего к алтайским образцам. С другой стороны, выбор в качестве лектотипа одного из синтипов с Алтая «in jugi altaici ad Katujam et Tschujam, Bunge; ibidem, Politoff» (C, G, K, P) привел бы к (не явной, но подразумеваемой!) синонимизации *A. ortholobus* с ранее описанным *A. macroceras* C. A. Mey. Последний был описан (Bongard, Meyer, 1841) по сборам Политова из Западного Алтая. В гербарии БИН РАН в качестве типа *A. macroceras* C. A. Mey. лежит образец «Flor. orient. altaica, 1839, Politoff» (LE!), хотя работа H. G. Bongard, C. A. Meyer (1841) посвящена сборам Политова 1838 г. в Западном Алтае (по времени, месту сбора и коллектору процитированный образец может оказаться синтипом *A. ortholobus*!). Виденные нами образцы из Алтая (LE!), определенные как *A. ortholobus* и *A. macroceras* (*A. macrolobus*), производят впечатление относящимися к одному, хоть и изменчивому виду. Таким образом, выбор лектотипа *A. ortholobus* с Урала (Podlech, 1998), несмотря на некоторое отклонение от авторского понимания типичного *A. ortholobus*, следует рассматривать как вполне объяснимый и законный. В этом случае *A. karelinianus* должен быть сведен в поздние синонимы *A. ortholobus*. Прежде всего, сам D. Podlech (1994, цит. по: Yakovlev et al., 1996) не нашел существенных отличий между лектотипами *A. ortholobus* и *A. karelinianus* и считает последний поздним синонимом *A. ortholobus* — нет оснований сомневаться в компетентности этого автора. Кроме того, во флоре Урала только западная (типовая) раса *A. karelinianus* в наибольшей степени соответствует классическому описанию *A. ortholobus* (в частности, именно для западно-южноуральских растений типичны линейные листочки, бобы в 4 раза превышающие чашечку, опушенные прижатыми волосками). Тем не менее до тщательного личного сравнения лектотипов *A. ortholobus* и *A. karelinianus* (или хотя бы их хороших цифровых изображений) мы воздерживаемся от отождествления этих видов. Следует отметить, напри-

мер, некоторые противоречия между описанием *A. ortholobus* и *A. karelinianus* s. l. У известных нам видов этой группы на Урале чашечка 5—7.5 мм дл. (а не 8.5 мм, как указывает A. Bunge для *A. ortholobus*), а нормально развитые средние листья имеют 7—9 пар листочков (но не 4—6). Возможно, эти отличия связаны с тем, что описание *A. ortholobus* основывалось в основном или преимущественно на облике алтайских растений. По нашему мнению, лектотип *A. ortholobus* «prope Orenburg, Eversman» (P), скорее всего, был собран близ с. Спасское Саркаташского р-на Оренбургской обл., где типичный *Astragalus karelinianus* s. str. встречается регулярно. Действительно, хотя коллектор лектотипа энтомолог Э. А. Эверсман (профессор зоологии Казанского университета) обычно не отмечал точного места сбора гербарных образцов (обозначение «prope Orenburg» следует рассматривать лишь как Оренбургскую губернию в целом), но, по всей видимости, наиболее часто гербаризировал вблизи своего имения в с. Спасском. Так, например, в окрестностях с. Спасское (точнее, близ д. Андреевка) им был собран новый вид лапчатки *Potentilla eversmaniana* Fisch. На основании вышеизложенного очевидно, что в случае устранения отмеченных противоречий и объединения *A. ortholobus* и *A. karelinianus* в поздние синонимы должен включаться типичный (западный) *A. karelinianus* s. str.

Astragalus austrouralensis Kulikov

Astragalus austrouralensis, описанный из долины р. Уй в Троицком р-не Челябинской обл. (Куликов, 2000), в дальнейшем был установлен для ряда пунктов на юге Курганской обл. и сопредельных районов Казахстана, в том числе было показано, что ряд местонахождений *Astragalus karelinianus* s. l., выявленных в Курганской обл. (Науменко, 1994), также относится к *A. austrouralensis* (Князев, Куликов, 2004; Куликов, 2005). Почти все известные в настоящее время местонахождения *A. austrouralensis* связаны с долинами рек Уй (от г. Троицка до устья) и Тобол. Не исключено, что будут найдены новые более восточные местонахождения (в Северном Казахстане). Особенности ареала *A. austrouralensis* (представляющего цепочку, вытянувшуюся в субширотном направлении местонахождений; рис. 2, *3*) естественно рассматривать как фрагмент трассы миграции *A. austrouralensis* из Сибири или Восточного Казахстана (предполагая, что *A. austrouralensis* мог возникнуть первоначально в более восточных районах Сибири, а современный, зауральский его ареал вторичен). Исходя из этого предположения следует считать *A. austrouralensis* за исходный вид для всего агрегата *Astragalus karelinianus*. По мере освоения территории Южного Урала *A. austrouralensis* мог эволюционировать с образованием *A. neokarelinianus*, затем — с *A. karelinianus*. С другой стороны, наиболее подходящим кандидатом на предковый сибирский вид для aggr. *Astragalus karelinianus*, с нашей точки зрения, является *A. macrocerus* C. A. Mey. Как было показано выше, вновь описанный *A. neokarelinianus* морфологически наиболее близок к *A. macrocerus*, а следовательно, может рассматриваться как вид-анцестор для aggr. *Astragalus karelinianus*. В этом случае *A. austrouralensis* и *A. karelinianus* s. str. следует рассматривать как более поздние дочерние расы. Для проверки той или иной гипотезы видообразования в рассматриваемой группе необходимо использовать современный метод сравнения, например анализ митохондриальной ДНК. В любом случае рассмотренный агрегат близких географических рас представляет интересный пример современного видообразования, шедшего параллельно с освоением территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Князев М. С., *Куликов П. В.* Астрагалы (*Astragalus* L., *Fabaceae*) секции *Xiphidium* Bunge во флоре Урала // Новости систематики высших растений. СПб., 2004. Т. 36. С. 123—148.

Куликов П. В. Новый вид рода *Astragalus* L. (*Fabaceae*) с Южного Урала // Новости систематики высших растений. СПб., 2000. Т. 32. С. 90—91.

Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс, 2005. 537 с.

Науменко Н. И. Редкие и исчезающие растения лесостепного Зауралья. Курган, 1994. 64 с.

Bongard H. G., *Meyer C. A.* Verzeichniss der im Jahre 1838 am Saisang-Nor und am Irtysch gesammelten Pflanzen. // Bull. sci. Acad. Scie. St. Petersb. VIII. 1841. P. 337—341.

Bunge A. Generis Astragali species gerontogaea. Pars 2. Specienem enumeratio // Mem. Acad. Scie. Petersb. (Sci. Phys. Math.). Ser. 7. 1869. T. 15. N 1. 254 p.

Podlech D. Typification of *Astragalus* species. II. Species mainly of the herbaria of Paris (P) and Geneva (G) // Sendthnera. 1998. Bd 5. S. 247—263.

Yakovlev G. P., *Sytin A. K.*, *Roskov Yu. R.* Legumes of Northern Eurasia: A checklist. Kew, 1996. 724 p.

SUMMARY

A taxonomical review of *Astragalus karelinianus* s. l. group in the Urals is given. A new species *A. karelinianus* Knjasev sp. nov. is described. The identification and lectotypification of *A. ortholobus* Bunge are discussed.

УДК 582.736 Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© М. Ю. Гончаров, М. Н. Повыдыш

НОВЫЙ ВИД РОДА *CLATHROTROPIS* (*FABACEAE*)

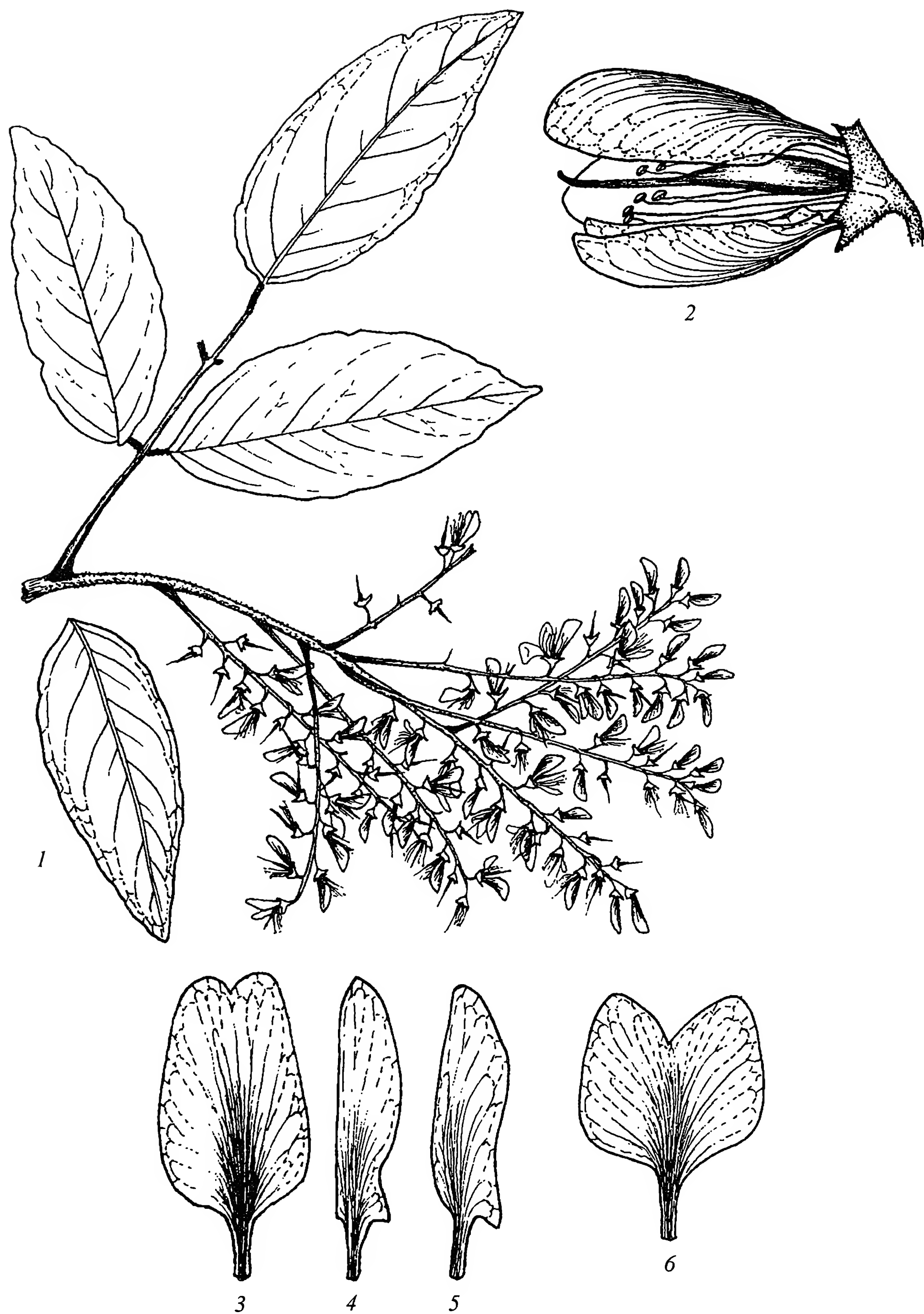
M. Yu. GONCHAROV, M. N. POVYDYSH. A NEW SPECIES OF *CLATHROTROPIS* (*FABACEAE*)

Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия
197322 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 14
E-mail: mpovydysh@yandex.ru
Поступила 05.05.2009

Описан новый вид рода *Clathrotropis* (Benth.) Harms из Колумбии.
Ключевые слова: новый вид, *Clathrotropis*, *Fabaceae*, Колумбия.

Клатротропис (*Clathrotropis* (Benth.) Harms) — небольшой южноамериканский род, относящийся к так называемым «базальным мотыльковым» (Legumes.., 2005). Bentham выделил этот таксон в виде секции рода *Clathrotropis* Benth. в 1862 г., но Harms в 1901 г. посчитал нужным повысить ранг *Clathrotropis* до рода, включающего в настоящее время 6 видов. Его традиционно включают в трибу *Sophoreae* s. l. и сближают с родами *Diplotropis* Benth. и *Bowdichia* Kunth. R. M. Polhill (1981, 1994) отнес *Clathrotropis* к так называемой Dussia group; Яковлев (1991) включил род в описанную им трибу *Diplotropideae* Yakovl. По данным анализа нуклеотидных последовательностей *trn*L участка хлоропластной ДНК, проводившегося в рамках работы над проектом «Legumes of the World» (Pennington et al., 2001; Legumes, 2005), *Clathrotropis* близок к базальным представителям американской трибы *Brongniartieae* (Benth.) Hutch.

Представители рода распространены в западной и северной части Южной Америки (Бразилия, Венесуэла, Гайана, Колумбия, Перу, Суринам, Французская Гвиана). Один вид (*C. brachypetala* (Tul.) Kleinhoonte) произрастает также на островах



Clathrotropis rosea M. Gonczarov et Povydysh sp. nov.

1 — внешний вид, *2* — цветок, *3* — флаг, *4* — лепесток крыльев, *5* — лепесток лодочки, *6* — флаг *Clathrotropis nitida.*

Тринидад и Тобаго. Виды обитают во влажных тропических равнинных лесах, часто по берегам рек и на затопляемых участках, а также в переменно влажных лесах на небольшой высоте.

Представители рода — невысокие деревья с непарно-перистосложными листьями (листочки могут достигать значительных размеров). Цветки относительно мелкие, собраны в густые кистевидные или метельчатые соцветия. Оси соцветий и чашечка обычно густоопушенные. Венчик мотылькового типа. Плод — боб, прямой, обычно сплюснутый, кожистый или деревянистый, вскрывающийся (реже невскрывающийся), одно- или многосемянный, голый или густоопушенный, иногда весьма крупный (до 20 см дл.).

При изучении гербарных материалов, относящихся к роду *Clathrotropis*, хранящихся в Royal Botanic Gardens, Kew (Англия), был обнаружен образец из Колумбии, как мы полагаем, являющийся новым видом. Отметим, что этот образец имеет пометку «sp. nova aff. *Cl. nitida*», сделанную Ch. Stirton при обработке *Sophoreae* неотропиков. Однако вид не был обнародован ни в отдельной работе, ни в монографии «Flora of Venezuelan Guayana» (Stirton, Berry, 1999). Не было также предложено и названия для потенциально нового вида.

Clathrotropis rosea M. Gonczarov et Povydysh sp. nov.

Arbor ad 15 m alta (ad schedulam). Folia alterna, pulvinata, imparipinnata, quinquefoliolata; stipulae absunt (fortasse caducae). Foliola opposita, compacta, coriacea, 11—14 cm longa, 6—7 cm lata; ovata vel anguste ovata, apice acuminato, basi cuneata leviter inaequilaterali; margo integer. Foliola supra glabra, subtus breviter aureo-pubescentia. Nervi primari alterni in jugis 4—7 dispositi. Inflorescentia densa, paniculata, 20—22 cm longa. Axis et pedicelli ferrugineo-pubescentes. Pedicelli 3—6 mm longi, bracteolae ad 1 mm longae.

Calyx bilobatus, cum dentibus brevibus (ad 1 mm) acuminates, roseo-pubescens. Vexillum oblongo-ovatum, 10—12 mm longum, 6—8 mm latum, cum unque brevi. Alae auriculatae, oblongo-obovatae 8—10 mm longae, 2—3 mm latae. Petala carinae auriculata oblongo-lanceolata 7—8 mm longa. Corolla a purpurea ad roseam (ad schedulam). Filamenta 6—7 mm longa, glabra; antherae lineares. Ovarium intense-roseum, oblongo-lineare, 4—6 mm longum. Stylus rectus vel curviusculus, 4—5 mm longus; stigma punctatum. Fructus ignotus est.

T y p u s: 150 Colombia, Comissario de Vuapes, Rio Piraparana; environs of catholic mission de San Miguel, downstream of dugout, river bank seasonnaly inundated, 24.10.1976, E. W. Davies.

A f f i n i t a s. Similis *Clathrotropis nitida* (Benth.) Harms. Foliolis acuminatis (non attenuatis), stylo recto vel curviusculo (non distincte curvato), calyce et petalis roseis vel purpureis (non albis vel aureis), vexillo oblongo-ovato (non suborbiculari) differt.

Epitheton specificum colorem calycis, petalorum et ovarii, non proprio speciebus plurimis generis hujus indicat.

Дерево до 15 м выс. (по этикетке). Листья очередные, без прилистников с подушечкой, непарно-перистосложные, пятилисточковые. Листочки супротивные, плотные, кожистые, 11—14 см дл., 6—7 см шир., яйцевидные или узкояйцевидные. Верхушка листочка заостренная, основание клиновидное, слегка неравнобокое, край цельный. Листочки голые с верхней стороны, с нижней опушены короткими золотистыми волосками. Жилки первого порядка очередные, в числе 4—7 пар. Соцветия густые, метельчатые, 20—22 см в дл. Оси соцветий и цветоножки ржаво

опушены. Цветоножки 3—6 мм в дл., прицветнички до 1 мм в дл. Чашечка двулопастная с короткими (до 1 мм) заостренными зубцами, опушена розовыми волосками (по этикетке). Флаг с коротким ноготком, 10—12 мм в дл., 6—8 мм в шир., продолговато-яйцевидный. Крылья с ушком, продолговато-обратнояйцевидные 8—10 мм дл., ширина 2—3 мм. Лепестки лодочки с ушком, продолговато-обратноланцетные, 7—8 мм в дл. Цвет венчика от пурпурного до розового (по этикетке). Нити тычинок голые, 6—7 мм в дл., пыльники линейные. Завязь ярко-розовая, продолговато-линейная, 4—6 мм в дл., столбик прямой или слегка изогнутый, 4—5 мм в дл., рыльце точечное. Плод неизвестен (см. рисунок).

Тип: 150 Colombia, Comissario de Vuapes, Rio Piraparana; environs of catholic mission de San Miguel, downstream of dugout, river bank seasonnaly inundated, 24.10.1976, E. W. Davies.

Известен только из места сбора типового образца.

Сходство: сходен с *C. nitida*. Отличается заостренной верхушкой листочков (а не оттянутой), прямым или слегка изогнутым столбиком (а не заметно изогнутым), розовым или пурпурным цветком лепестков и чашечки (а не белым или золотистым), продолговато-яйцевидным (а не почти округлым) флагом.

Видовой эпитет указывает на цвет чашечки, лепестков венчика и завязи, не характерный для большинства видов рода.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Яковлев Г. П. Бобовые земного шара. Л., 1991. 144 с.

Legumes of the World. Lewis G. P., Schrire B., Mackinder B., Lock J. (eds). Royal Botanic Gardens, Kew, 2005.

Pennington R. T. et al. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast *trn*L intron // Systematic Botany. 2001. Vol. 26. P. 537—556.

Polhill R. M. Sophoreae. Advances in Legume Systematics, Part 1. R. M. Polhill, P. H. Raven (eds). Royal Botanic Gardens, Kew, 1981. P. 213—230.

Polhill R. M. Classification of the Leguminosae / Phytochemical dictionary of the Leguminosae. F. A. Bisby, J. Buckingham, J. B. Harborne (eds). Chapman and Hall, New York, USA. 1994. Pages XXXV—XLVIII.

Stirton Ch., Berry P. E. Clathrotropis / Flora of the Venezuelan Guayana (eds P. E. Berry, K. Yatskevich, B. K. Holst). Saint Louis, 1999. Vol. 5. P. 278—280.

SUMMARY

A new species of the South American genus *Clathrotropis* (Benth.) Harms (*Fabaceae—Sophoreae*) from Colombia is described and illustrated. *Clathrotropis rosea* M. Gonczarov et Povydysh sp. nova resembles *Clathrotropis nitida* (Benth.) Harms. However, it is distinguished from the latter by some characters: leaflet top acute (instead of acuminate), style straight (instead of curved), petals and calyx pink (instead of white or goldish). A Latin description of the new species is given.

© Н. В. Носова

НОВЫЙ ВИД РОДА *PSEUDOTORELLIA* (*GINKGOPSIDA*) ИЗ СРЕДНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ АНГРЕНА (УЗБЕКИСТАН)

N. V. NOSOVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *PSEUDOTORELLIA* (*GINKGOPSIDA*) FROM THE MIDDLE JURASSIC DEPOSITS OF ANGREN (UZBEKISTAN)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: natanosova@gmail.com
Поступила 24.10.2008

Описан новый вид рода *Pseudotorellia* Florin из среднеюрских отложений Ангрена (Узбекистан, ангренская свита). Основное отличие от известных видов этого рода — наличие папилл на основных клетках эпидермиса.
Ключевые слова: Узбекистан, Ангрен, средняя юра, эпидермальные признаки, *Pseudotorellia*.

В пределах Ангренской долины (Ташкентская обл., Узбекистан, табл. I) юрские отложения практически не выходят на поверхность, но имеются крупные искусственные карьеры, где ангренская свита обнажена по простиранию более чем на 2 км. Первую подробную литологическую и палеоботаническую характеристики этих отложений составила Т. А. Сикстель (1939, 1953). Детальное описание разрезов в районе Ангрена, послойное описание состава ангренской свиты и датировка возраста приводятся в работе Н. П. Гомолицкого и А. В. Лобановой (1969).

В среднеюрских угленосных отложениях Ангренской долины содержатся многочисленные остатки споровых и голосеменных растений. Первым при исследовании данной флоры кутикулярный анализ применил Н. П. Гомолицкий (1962, 1963, 1974; Гомолицкий, Лобанова, 1969; Гомолицкий и др., 1981). Позднее изучением ангренской флоры занимались В. А. Самылина, А. И. Киричкова и Н. В. Носова (Самылина, 1990; Самылина, Киричкова, 1991; Самылина, Лузина,[1] 1995; Носова, 1998а, б, 1999). В своей статье Н. В. Носова приводит наиболее полный список таксонов ангренской флоры, насчитывающей 52 вида ископаемых растений (Носова, 1998б). Среди них немногочисленны споровые (хвощи, плауновидные, папоротники), голосеменные же доминируют как по количеству видов (41 вид), так и по обилию растительных остатков. Среди голосеменных незначительную роль играли цикадовые и беннеттитовые, а преобладали чекановскиевые, гинкговые и хвойные.

В среднеюрских отложениях Ангрена встречаются многочисленные остатки линейных листьев и их фрагментов, родовую принадлежность которых зачастую трудно определить без изучения их эпидермального строения. Среди фрагментов линейных листьев с дихотомирующими жилками наряду с доминирующими чекановскиевыми, представленными двумя родами *Czekanowskia* Heer и *Phoenicopsis* Heer, в отложениях Ангрена встречаются многочисленные остатки листьев гинкговых. И хотя часть вееровидных листовых фрагментов легко определяется как род *Ginkgo* L., отдельные части линейных листьев после изучения их эпидермального строения оказываются отнесенными как к роду *Ginkgo*, так и к родам *Leptotoma* Kiritchk. et Samyl. и *Pseudotorellia* Florin.

Род *Pseudotorellia* в ангренской свите впервые был выделен Н. П. Гомолицким, описавшим новый вид — *Pseudotorellia angrenica* Gomol. (Гомолицкий и др., 1981). Позднее из этих отложений была определена *P. vachrameevii* Gomol. (Носо-

[1] Девичья фамилия Н. В. Носовой.

ва, 1998б), ранее известная из среднеюрских отложений Гиссарского хребта (Гомолицкий, 1965). Последние исследования эпидермального строения фрагментов линейных листьев из отложений Ангрена позволяют нам описать еще один вид *Pseudotorellia* — *P. gomolitzkyana* sp. nov.

Материал и методика

Коллекция ископаемых растений из юрских отложений Ангрена (карьер на окраине г. Ангрена, в 80 км на юго-восток от Ташкента, Узбекистан, табл. I) собрана В. А. Самылиной и Д. В. Громыко в 1982 г. Остатки ископаемых фитолейм мацерировались по стандартной методике, в дальнейшем их эпидермальное строение изучалось при помощи светового микроскопа и сканирующего электронного микроскопа JSM-35c.

При описании эпидермального строения листьев использовалась терминология, предложенная В. А. Самылиной (1972).

Образцы хранятся в Лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (С.-Петербург) под № 823.

Отдел *GINKGOPHYTA*

Класс *GINKGOPSIDA*

Порядок *GINKGOALES*

Сем. ***PSEUDOTORELLIACEAE***

Род *PSEUDOTORELLIA* Florin, 1936

Pseudotorellia gomolitzkyana N. Nosova sp. nov. (табл. II, III)

Название вида — в честь палеоботаника Н. П. Гомолицкого.

Diagnosis. Leaves linear, tapering towards base. Apex rounded. Middle part of the leaf with 8 veins. Leaves hypostomatic. Upper and lower epidermis comprised of elongated (over the veins) and shot quadrangular or polygonal cells with a short papilla or sometimes a wart. Stomata arranged in bands, 3—4 (1—6) per band. Subsidiary cells lacking papillae.

Holotype — Komarov Botanical Institute RAS, Laboratory of Palaeobotany, Coll. 823, spec. 6; Uzbekistan, Tashkent oblast', Angren, Angrenian suite, Middle Jurassic (representing illustration — pl. II, *1*).

Диагноз. Листья линейные, клиновидно суживающиеся к основанию. Верхушка округлая. В средней части листа — 8 жилок.

Листья гипостоматные. Верхний и нижний эпидермис сложен как удлиненными (над жилками), так и короткими, 4- и многоугольными клетками с невысокой папиллой, иногда бородавочкой. Устьица на нижнем эпидермисе собраны в полосы: 3—4 (1—6) устьица — на ширину полосы. Устьица амфициклические. Побочные клетки без папилл.

Голотип — БИН РАН, Лаборатория палеоботаники, колл. 823, обр. 6; Узбекистан, Ташкентская обл., Ангрен, ангренская свита, средняя юра (представляющая иллюстрация — табл. II, *1*).

Описание. Листья линейные, клиновидно суживающиеся к основанию. Ширина 0.8 мм в основании листа, 4.0 мм в средней части листа, длина самых крупных фрагментов 8 мм. Верхушка округлая (табл. II, *4*). В основание листа входят 2 жилки, которые дихотомируют (табл. II, *3*), в средней части — 8 жилок. На ширину листа в средней части приходится 9 смоляных тяжей.

Листья гипостоматные. Верхний эпидермис сложен как удлиненными, так и короткими, 4- и многоугольными клетками, иногда образующими ряды. Часто выражено жилкование, отражающееся рядами более узких клеток над жилками (табл. III, *2*, *5*). Углы клеток острые или округлые, антиклинальные стенки прямые; периклинальная — с одной, реже двумя папиллами, иногда бородавочкой (табл. III, *2*, *3*, *12*).

Нижний эпидермис состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос (табл. II, *8—10*). На ширину средней части листа приходится 7—9 устьичных полос. Безустьичные полосы сложены 8—14 рядами удлиненных узких 4- и многоугольных клеток. Основные клетки эпидермиса в устьичных полосах как удлиненные, так и короткие 4- и многоугольные. Углы клеток острые или округлые, антиклинальные стенки прямые; периклинальная — с папиллой, реже — бородавочкой (табл. III, *1*, *11*). Уже в основании листа видно, что устьица располагаются полосами над смоляными тяжами, между которыми проходят жилки (в основании — 2 жилки и 3 устьичных полосы) (табл. II, *7*). Ширина краевых и срединных устьичных полос различна. На ширину краевых устьичных полос приходится 1—4 устьица, на ширину срединных — 3—4 (редко до 6). Устьица в устьичных полосах образуют прерывистые ряды, ориентированы продольно, реже — косо, около верхушки четкой ориентации устьиц нет. Встречаются смежные устьичные комплексы. Побочных клеток 4—7, без папилл (табл. III, *10*), иногда их поровые стенки немного утолщены (табл. II, *5*). Устьичные комплексы неполно амфициклические. Замыкающие клетки устьиц погруженные, веретеновидные или крыловидной формы. После мацерации сохраняются наружные стенки, иногда также апертурные и эпидермальные стенки замыкающих клеток. Длина замыкающих клеток 10—40 мкм, ширина 10—20 мкм.

Замечания. Ранее из среднеюрских отложений Ангрена были описаны 2 вида *Pseudotorellia*: *P. angrenica* и *P. vachrameevii*. Однако оба они отличаются от листьев нового вида наличием проксимальных папилл на побочных клетках устьиц.

По густоте устьиц и по отсутствию папилл на побочных клетках устьиц *P. gomolitzkyana* схожа с *P. grojecensis* Reymanówna из среднеюрских отложений Гроеца (Польша) (Reymanówna, 1963), *P. retusa* Bose et Manum из нижнемеловых отложений Шпицбергена (Bose, Manum, 1990) и *P. samylinae* N. Nosova et Kiritch. из среднеюрских отложений Мангышлака (Казахстан). От листьев *P. grojecensis* новый вид отличается отсутствием рядов сплюснутых клеток верхнего эпидермиса. От *P. samylinae*, у которой устьичные полосы не выдержаны по всей длине листа и часто сливаются в одну, а на ширину полосы приходится 2—6 и до 15 устьиц, — четко выраженными неширокими устьичными полосами с 2—4 (1—6) устьицами на их ширину. От *P. retusa* — формой листа, особенно верхушкой и отсутствием извилистости антиклинальных стенок. Основное же отличие листьев нового вида от перечисленных выше — это выраженное на верхнем эпидермисе жилкование, отраженное в форме клеток, и наличие папиллы, реже бородавочки в каждой клетке нижнего и верхнего эпидермиса. Ранее папиллы на клетках эпидермиса были отмечены только у *P. hunanensis* Zhou из нижнеюрских отложений Юго-Западного Хунаня (Китай) (Zhou, 1983). Однако в отличие от *P. gomolitzkyana*, для китайского вида ха-

рактерно наличие папилл на побочных клетках устьиц и волнистость антиклинальных стенок клеток.

Местонахождение. Ангрен, Ташкентская обл., Узбекистан, ангренская свита, средняя юра, см. голотип, колл. 823, обр. 3а, 7, 10, 16.

Благодарности

Автор выражает признательность Н. В. Ченцовой за изготовление микрофотографий кутикул на SEM JSM-35.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гомолицкий Н. П. Podocarpophyllum — новый род хвойных из юрских угленосных отложений Ангрена в Средней Азии // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 7. С. 1029—1032.

Гомолицкий Н. П. О строении эпидермы *Czekanowskia latifolia* Tur.-Ket. // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 12. С. 1828—1830.

Гомолицкий Н. П. Новые среднеюрские папоротники и гинкговые Гиссарского хребта // Палеонтол. журн. 1965. № 1. С. 125—132.

Гомолицкий Н. П. Новые юрские цикадофиты из Ангрена (Узбекская ССР) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 8. С. 1199—1203.

Гомолицкий Н. П., Лобанова А. В. К стратиграфии юрских отложений Ангрена // Сов. геол. 1969. № 9. С. 110—115.

Гомолицкий Н. П., Худайбердыев Р. Х., Юнусов У. К. Материалы к юрской флоре Ангрена // Палеоботаника Узбекистана. Ташкент, 1981. Т. 3. С. 3—70.

Носова Н. В. Новые виды рода *Elatocladus* (*Pinopsida*) из среднеюрских отложений Ангрена (Узбекистан) // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 8. С. 93—98.

Носова Н. В. Юрская флора Ангрена (Узбекистан) // Палеонтол. журн. 1998б. № 6. С. 78—86.

Носова Н. В. О родах *Czekanowskia* и *Phoenicopsis* (*Czekanowskiales*) из среднеюрских отложений Ангрена (Узбекистан) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 112—117.

Самылина В. А. Систематика рода *Phoenicopsis* // Мезозойские растения (гинкговые и чекановскиевые) Восточной Сибири. М., 1972. С. 44—81. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 230).

Самылина В. А. Grenana — новый род семенных папоротников из юрских отложений Средней Азии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 846—850.

Самылина В. А., Киричкова А. И. Род *Czekanowskia* (систематика, история, распространение, значение для стратиграфии). Л., 1991. 139 с.

Самылина В. А., Лузина Н. В. Значение эпидермальных признаков листьев для систематики юрских голосеменных Ангрена (Узбекистан) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 24—32.

Сикстель Т. А. Некоторые данные о юрских отложениях долины р. Ангрен // Социалистическая наука и техника. Ташкент, 1939. № 7, 8. С. 55—62.

Сикстель Т. А. Материалы к познанию юрской флоры угольного месторождения Ангрен // Тр. ГИН АН УзССР. Ташкент, 1953. Вып. 7. Сб. 2. С. 41—66.

Bose M. N., Manum S. B. Mesozoic conifer leaves with *Sciadopites*-like' stomatal distribution. A re-evalution based on fossils from Spitsbergen, Greenland and Baffin Island // Norsk Polarinst. Skrifter. 1990. Vol. 192. P. 1—81.

Reymanówna M. 1. Review of investigations of Polish Jurassic floras, and 2. The Jurassic flora from Grojec near Cracow in Poland. Part I // Acta Palaeobot. 1963. Vol. 4. N 2. P. 1—48.

Zhou Z.-Y. Early Liassic plants from Southwest Hunan, China. Beijing: Sci. Press. 1983. 85 p. (in Chinese with English summary).

SUMMARY

A new species of the genus *Pseudotorellia* Florin is described from Middle Jurassic sediments of Angren (Uzbekistan, Angrenian suite). The main difference from the known species of this genus is the presence of the papillae on the ordinary epidermal cells.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.26 (470.1)

© А. С. Стенина

НАХОДКИ *OXYNEIS BINALIS* VAR. *ELLIPTICA* (*BACILLARIOPHYTA*) НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ

A. S. STENINA. RECORDS OF *OXYNEIS BINALIS* (*BACILLARIOPHYTA*) VAR. *ELLIPTICA* IN THE EUROPEAN NORTH-EAST

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982 Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: stenina@ib.komisc.ru
Поступила 15.09.2008

Впервые сообщается о находках редкой диатомовой водоросли *Oxyneis binalis* var. *elliptica* на территории европейского Северо-Востока — в озерах Малоземельской тундры (Ненецкий автономный округ). Приводятся данные об основных условиях (pH, электропроводность) обитания водоросли в исследованных водоемах.

Ключевые слова: диатомовые, *Oxyneis binalis* var. *elliptica*, озера, Малоземельская тундра, европейский Северо-Восток.

Разновидность *Tabellaria binalis* (Ehr.) Grun. var. *elliptica* Flower была описана R. J. Flower (1989) из кислых озер Шотландии. По данным автора, створки ее эллиптические, 8.0—13.5 мкм дл., 3.0—5.0 мкм шир., штрихов в 10 мкм 15—22.5. Позже из рода *Tabellaria* был выделен род *Oxyneis* (Round et al., 1990), значительно отличающийся формой створки, более сложными штрихами, расположением римопортулы и септы. В этот род вошли вид *Tabellaria binalis* и его разновидности (Round et al., 1990; Hartley et al., 1996; Kingston, 2000).

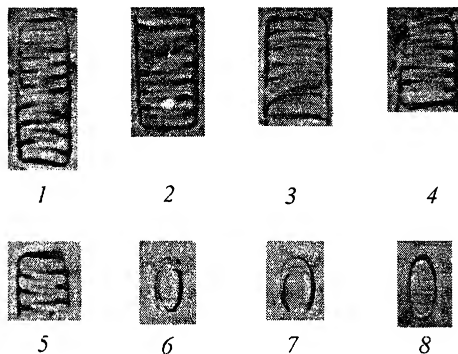
До недавнего времени *Tabellaria binalis* var. *elliptica* для водоемов России не приводилась (Определитель.., 1951; Водоросли.., 1971, 1983). Известна находка диатомовой водоросли, обозначенная как *Tabellaria* cf. *binalis* var. *elliptica* Flower, в альгофлоре рек Карельского побережья Белого моря (Генкал, Комулайнен, 2008). В размерных характеристиках этого таксона приведено 30 штрихов в 10 мкм, это количество значительно выше, чем приводится в диагнозах (Flower, 1989 : 21; Krammer, Lange-Bertalot, 1991 : 110).

Новое местонахождение этой разновидности в России отмечено нами в Малоземельской тундре по Захарьину (западному) берегу Печорского залива Баренцева моря в бассейне реки Хабуйкасё, или местечке Хабуйка (68°33′ с. ш., 53°50′ в. д.), и на мысе Костяной Нос (68°21′ с. ш., 53°44′ в. д.). *Oxyneis binalis* (Ehr.) Round var. *elliptica* (Flower) Kingston (=*Tabellaria binalis* var. *elliptica*) (Flower, 1989 : 22, figs. 2, 4; Krammer, Lange-Bertalot, 1991 : 110, fig. 105 : 12—16; Hartley et al., 1996 : 414, pl. 199, fig. 2, 3) найдена нами с максимальным обилием «нередко» по шестибалльной шкале (от 1 до 10 створок в ряду препарата при увеличении 1000×) в 5 водоемах района: трех озерах Хабуйки (сбор Р. Нордиуса в 1996 г.) и двух озерах мыса Костяной Нос (сбор автора в 2003 г.). Створки водоросли имеют эллиптическую или линейно-эллиптическую форму, их длина 6—8 мкм, ширина 3.5—4.8 мкм, на

10 мкм приходится 14—15 штрихов (см. рисунок). В препаратах часто встречаются септы. *Oxyneis binalis* var. *elliptica* отмечена как в планктонных, так и непланктонных группировках водорослей в исследованных водоемах.

Озера, в которых найдена эта разновидность, имеют термокарстовое происхождение и расположены в самых высоких точках лишайниковых плато. Водоемы небольшие, мелководные, глубиной 0.3—0.8 м, зимой промерзают до дна. Донные отложения песчаные. Заросли макрофитов слабо развиты или отсутствуют. Питание озер происходит исключительно за счет атмосферных осадков, вода бесцветная прозрачная до дна, pH 5.2—6.3, содержание ионов очень низкое: удельная электропроводность составляет всего 13.3—23.9 мкС/см. Основные соединения биогенных элементов (фосфора и азота) в воде практически отсутствуют (Noordhuis, 2000). Преобладающими видами в пробах являются *Fragilaria exigua* Grun., *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., *Achnanthes rossii* Hust. и *Frustulia crassinervia* (Bréb.) Lange-Bertalot et Krammer.

Oxyneis binalis var. *elliptica* встречается в водоемах северного полушария: в Европе, Азии, Северной Африке, Северной Америке (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Она характеризуется как довольно редкая разновидность, тем не менее иногда образует локальные, богатые особями, популяции в очень бедных электролитами, олиго- и дистрофных водоемах с песчаным дном при pH ниже 5. В списке диатомовых водорослей Нидерландов *Tabellaria binalis* var. *elliptica* обозначена как олигосапроб и олиготрафент, толерантный к очень низкому содержанию органических соединений азота и предпочитающий почти 100%-е насыщение воды кислородом (Van Dam et al., 1994). По отношению к солености и pH, по мнению авторов, это пресноводный ацидобионт, обитающий в водоемах или сырых местах с pH ниже 5.5. Однако есть данные, что водная среда с pH ниже 4.5 для этой разновидности неблагоприятна, в очень кислом пруду Южной Англии она имела низкое обилие (Flower, 1989). В Финляндии водоросль найдена с небольшим относительным обилием (0.9 %) в озерах при pH = 5 и электропроводности 12.7 мкС/см (Weckström et al., 1997). Вместе с ней встречались виды родов *Frustulia*, *Navicula*, *Pinnularia*, *Cymbella* и *Eunotia*. В слабощелочном озере Австрии (pH = 7.9) при электропроводности 216.0 мкС/см *Oxyneis binalis* var. *elliptica* отмечена единично (0.1 %) вместе с представителями родов *Fragilaria*, *Achnanthes*, *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Brachysira* и др. При изучении диатомовых водорослей арктической тундры в центральной Канаде *Oxyneis binalis* var. *elliptica* была найдена в поверхностном слое донных отложений в трех ультраолиготрофных озерах из 77 с относительным обилием 2.1 % (Rühland,



Oxyneis binalis (Ehr.) Round var. *elliptica* (Flower) Kingston (СМ).
1—5 — клетка с пояска; *6*, *7* — септа; *8* — створка. Масштабная линейка — 10 мкм.

Smol, 2002). Оптимальное содержание растворенного неорганического и органического углерода составило для этой диатомовой 1.0 и 2.0 мг/л$^{-1}$ соответственно, а общего азота — 176 мг/л$^{-1}$. В Шведской Лапландии оптимальными условиями среды для этой разновидности оказались pH = 5.96 и температура воды 12.1° (Bigler et al., 2000). Эти данные и наши наблюдения подтверждают, что *Oxyneis binalis* var. *elliptica* является холодолюбивой, галофобной и ацидофильной водорослью, развивающейся в разных сообществах стоячих водоемов, бедных минеральными и органическими веществами.

Благодарности

Автор благодарен R. Noordhuis за помощь в экспедиционной работе в 2003 г. и предоставленные пробы фитопланктона из озер Хабуйки 1996 г., а также С. В. Вавиловой за техническую подготовку материала к исследованию.

Исследования выполнены при финансовой поддержке российско-голландских проектов «Pechora river basin integrated system management» (PRISM) (contract 001) и «Pechora River integrated study» (PRIST) (contract NWO 047.014.002).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водоросли: Сводный указатель к отечественной библиографии по водорослям за 1937—1960 гг. / М. М. Голлербах, Л. К. Красавина. Л., 1971. 624 с.

Водоросли: Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям за 1961—1970 гг.». Л., 1983. 460 с.

Генкал С. И., Комулайнен С. Ф. Материалы к флоре *Bacillariophyta* водоемов Карелии. IV. Реки Карельского побережья Белого моря // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 3. С. 393—398.

Определитель пресноводных водорослей СССР: Вып. 4. Диатомовые водоросли / М. М. Забелина, И. А. Киселев, А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова. М., 1951. 620 с.

Bigler Ch., Hall R. I., Renberg I. A diatom-training set for palaeoclimatic inferences from lakes in northern Sweden // Verh. Internat. Verein. Limnol. 2000. Vol. 27. P. 1—9.

Flower R. J. A new variety of *Tabellaria binalis* from several acid lakes in the U. K. // Diatom. Res. 1989. Vol. 4. N 1. P. 21—23.

Hartley B., Barber H. G., Carter J. R. An Atlas of British Diatoms / Ed. by P. A. Sims. Bristol, 1996. 601 p.

Kingston J. C. New combinations in the freshwater *Fragilariaceae* and *Achnanthidiaceae* // Diatom Res. 2000. Vol. 15. N 2. P. 409—411.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. Teil 3. *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/3. Stuttgart, 1991. 576 S.

Noordhuis R. Limnological ecology // Pechora Delta. Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995—1999) / Ed. by M. R. van Eerden. Lelystad, Netherlands, 2000. P. 197—215.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Rühland K. M., Smol J. P. Freshwater diatoms from the Canadian arctic treeline and development of paleolimnological inference models // J. Phycol. 2002. Vol. 38. P. 249—264.

Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // Netherl. J. Aquatic Ecol. 1994. Vol. 28. N 1. P. 117—133.

Weckström J., Korhola A., Blom T. The relationship between diatoms and water temperature in thirty subarctic Fennoscandian lakes // Arctic and Alpine Res. 1997. Vol. 29. N 1. P. 75—92.

SUMMARY

The rare diatom *Oxyneis binalis* (Ehr.) Round var. *elliptica* (Flower) Kingston was found for the first time in the European North-East, namely in the Malosemelskaya tundra lakes (Nenets Autonomous Area). The studied lakes characteristics and data on main conditions (pH, conductivity) for the alga are considered.

УДК 581.9 (571.1/.5) Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© Л. М. Киприянова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ, АЛТАЙСКОМ КРАЕ И ХАКАСИИ

L. M. KIPRIYANOVA. FLORISTIC RECORDS IN NOVOSIBIRSK REGION, ALTAI TERRITORY AND KHAKASIA

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирский филиал
630090 Новосибирск, Морской пр., 2
Факс (383) 3302005
E-mail: kipriyanova@ad-sbras.nsc.ru
Поступила 24.12.2007
Окончательный вариант получен 18.03.2009

Впервые на территории Сибири в 2007 г. обнаружена *Ruppia cirrhosa*. Находки *Ceratophyllum oryzetorum*, *Caulinia minor* — первые в Новосибирской обл.; *Ceratophyllum oryzetorum* — в Алтайском крае. Обнаружены два новых местонахождения *Ruppia maritima* на территории Республики Хакасия.
Ключевые слова: *Caulinia minor*, *Ceratophyllum oryzetorum*, *Ruppia cirrhosa*, *Ruppia maritima*, Сибирь, Новосибирское водохранилище, Хакасия.

Вид, новый для Сибири

В ходе работ 2007 г. впервые на территории Сибири обнаружена *Ruppia cirrhosa*.

Ruppia cirrhosa (Petagna) Grande — Республика Хакасия, Ширинский р-н, оз. Шунет, 54°25′ с. ш., 90°13′ в. д., 21 VIII 2007. Озеро расположено в глубокой котловине, на высоте 390 м над ур. м. Для озера характерен непостоянный гидрологический режим. Минерализация воды составляла 11.8 г/дм^3, pH — 8.5. В озере руппия развивается массово, образует ценозы в прибрежной зоне на глубинах до 3 м. Кроме руппии усиконосной растительный покров озера слагают ценозы тростника и рдеста гребенчатого.

При определении данного вида возникали некоторые сомнения. Бесспорно, что найденные нами в оз. Шунет растения относятся к *Ruppia spiralis* s. l., группе крупноразмерных видов рода руппия с тупыми концами листьев, куда относят *Ruppia occidentalis* S. Wats., *R. cirrhosa* (Petagna) Grande и *R. spiralis* L. ex. Dumort (Цвелёв, 1981, 1984). У значительной части гербарных сборов длина листьев составляла от 5 до 14 (редко 18) см, чаще — от 7 до 12 см, ширина листьев — 0.5—1 мм, что позволяло отнести данные образцы к *R. cirrhosa*. Но были особи, длина листьев которых составляла от 8 до 20 см, а ширина — 0.3—0.7 мм, и они, таким образом, вполне могли быть отнесены к *R. occidentalis*. Однако, на наш взгляд, подобная вариабельность размеров листьев у одного вида вполне допустима. На концах листьев осмотренных экземпляров имелись немногочисленные (5—7 шт.) зубчики и щетинки.

Общий ареал руппии усиконосной нуждается в уточнении. Популяции типичной *R. uppia cirrhosa* s. str. достоверно известны с побережий Средиземного, Черного, Каспийского и Аральского морей (Цвелёв, 1984).

Виды, новые для Новосибирской области и Алтайского края

В июле 2007 г. в ходе комплексных экспедиционных работ Института водных и экологических проблем СО РАН на акватории Новосибирского водохранилища были сделаны 2 интересные флористические находки. Список флоры Новосибир-

ской обл. пополнен двумя видами: каулинией малой и роголистником рисовым, а список флоры Алтайского края — роголистником рисовым.

Caulinia minor (All.) Coss. et Germ. — 1) Новосибирская обл., Ордынский р-н, Новосибирское водохранилище, Шарапский залив, юго-восточная часть, лодочный проход, глубины 20—50 см, грунт — заиленный песок, прозрачность до дна. 54°22′23.5″ с. ш., 82°01′23.7″ в. д. (т. 334), 21 VII 2007; 2) там же, юго-западная часть залива, лодочный проход, глубины 15—50 см, грунт — заиленный песок, прозрачность до дна, 54°22′34.9″ с. ш., 82°00′07.7″ в. д., 22 VII 2007; 3) там же, залив р. Чингис, ценоз гидриллы мутовчатой на глубине 110 см, общее проективное покрытие сообщества гидриллы — 90 %, кроме гидриллы в сообществе были отмечены *Potamogeton perfoliatus* L., *Sparganium emersum* Rehm., *Ceratophyllum* sp., *Callitriche* sp. 54°09′53.6″ с. ш., 81°40′43.8″ в. д. (т. 371), 24 VII 2007; 4) Новосибирская обл., Искитимский р-н, с. Завьялово, Новосибирское водохранилище, залив р. Каракан, сообщество *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel) O. Kuntze на глубине 60 см. 54°30′05.8″ с. ш., 82°26′46.6″ в. д. (т. 414), 28 VII 2007; 5) Новосибирская обл., Искитимский р-н, с. Бурмистрово, Новосибирское водохранилище, залив р. Мильтюш, ценоз *Potamogeton perfoliatus* на глубине 50 см, 54°37′50.1″ с. ш., 82°50′10.7″ в. д. (т. 432), 29 VII 2007; 6) Алтайский край, Каменский р-н. Мелководья водохранилища между селами Малетино и Масляха, 54°03′33.6″ с. ш., 81°25′04.5″ в. д. (т. 389), 24 VII 2007. Каулиния была отмечена в ценозе *Sparganium emersum* с общим проективным покрытием 90 % на глубине 80 см. Кроме ежеголовника и каулинии в сообществе присутствовали *Potamogeton perfoliatus*, *Ceratophyllum* sp. и *Nymphoides peltata*.

Каулиния малая — палеарктический вид, общее его распространение — Ср. и Южн. Европа, Африка, Перед., Юж. и Вост. Азия (Юзепчук, 1934). Он довольно редко встречается в административных границах Сибири, нечасто — в прилегающих районах Казахстана (Свириденко, Свириденко, 1985), известны находки каулинии малой в Бурятии (Ханминчун, 1988), в Кемеровской обл. (Волобаев, 1989, 1991), в Алтайском крае (Дурникин и др., 2005; Дурникин, 2005). В Новосибирской обл. вид ранее не был отмечен. Каулиния малая включена в Красные книги Алтайского края и Кемеровской области (Волобаев, 2000; Дурникин, 2006) и должна быть внесена в «Красную книгу Новосибирской области».

Ceratophyllum oryzetorum Kom. — 1) Новосибирская обл., Ордынский р-н, Шарапский залив Новосибирского водохранилища, юго-восточная часть, лодочный проход, глубины 20—25 см, грунт — заиленный песок, прозрачность до дна, 54°22′23.5″ с. ш., 82°01′23.7″ в. д. (т. 334), 21 VII 2007. Группировка роголистника рисового с общим проективным покрытием 90 %. Кроме роголистника отмечены *Hydrilla verticillata* (L. fil.) Royle, *Nymphoides peltata*, *Potamogeton perfoliatus*, *Salvinia natans* (L.) All., *Caulinia minor* и др.; 2) Новосибирская обл., Искитимский р-н, с. Завьялово, Новосибирское водохранилище, залив р. Каракан, глубины 20—40 см сообщество *Nymphoides peltata* на глубине 60 см 54°30′05.8″ с. ш., 82°26′46.6″ в. д. (т. 414), 28 VII 2007; 3) Алтайский край, Каменский р-н. Мелководья водохранилища между селами Малетино и Масляха. Формировал небольшие группировки на глубине 80 см, а также отмечен в ценозах *Myriophyllum sibiricum* Kom., 54°03′28.1″ с. ш., 81°24′52.0″ в. д. (т. 393), 26 VII 2007.

Ранее был найден на Дальнем Востоке, в Китае (Кузенева, 1937), в Читинской обл. в Восточной Сибири (Ковтонюк, 1993), в Красноярском крае в Центральной Сибири (Степанов, 1990), в Западной Сибири в Кемеровской (Волобаев, 1991)

и Омской областях (Свириденко и др., 2007). Вид редок для прилегающих районов восточного и северного Казахстана (Свириденко, Свириденко, 1985). Не исключено, что роголистник рисовый был случайно занесен в Шарапский залив Новосибирского водохранилища с дальневосточным водяным рисом *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf., который был интродуцирован в этом заливе в 1959 г. (Гусева, 1973). Если наше предположение верно, тогда вполне возможно ожидать находок роголистника рисового на водных объектах европейской части бывшего СССР, где была интродуцирована цицания широколистная — Рыбинском водохранилище, водохранилищах Волгоградской обл., Кременчугском водохранилище и мн. др. Однако вполне вероятно также, что роголистник рисовый с плодами, по которым он четко отличается от роголистника погруженного, просто случайно ранее не попадал в сборы сибирских ботаников.

Новые местонахождения *Ruppia maritima* в Хакасии

Ruppia maritima ранее была найдена в оз. Шира в 1930-х, 1940-х годах («В оз. Шира на глуб. 7 м 03.07.1934. Майрушкин. Гербарий ТГУ. На оз. Шира 05.09.1944. Л. И. Черепнин. Гербарий КГПУ» (цит. по: Липаткина, 2001)) и с тех пор в Республике Хакасия более не обнаружена (Кашина, 1988; Липаткина, 2001). В августе 2007 г. нами были обнаружены 2 новых местонахождения руппии морской на территории Республики Хакасия — в Алтайском и Ширинском районах.

Ruppia maritima L. — 1) Республика Хакасия, Алтайский р-н, 43 км к югу от г. Абакана, в 5 км к юго-западу от с. Герасимовка, урочище «Трехозерки» 53°18′ с. ш., 91°30′ в. д., 08 VIII 2007. Минерализация воды — 53.25 г/дм^3, pH 8.7. Урочище находится в центральной части Койбальской степи. Представляет собой мелководное (глубины не превышают 1 м) озеро, окруженное засоленными лугами и солончаками, грунты озера вязкие, илистые. Руппия встречается по всему периметру озера, проективное покрытие незначительно, численность обычно составляет 5—10 экз. на 1 м^2. Кроме руппии, на озере отмечены заросли тростника на берегу; 2) Республика Хакасия, Ширинский р-н, в 5 км к западу от с. Джирим, Красненькие озера, 54°47′ с. ш., 90°18′ в. д., 20 VIII 2007. Окрестности озер заняты преимущественно значительно подверженными влиянию выпаса целинными степями. Озера мелководны, грунты их вязкие, илистые. Руппия морская отмечена нами в двух из трех озер (северо-западном и южном). Минерализация на северо-западном озере 54.1 г/дм^3, pH 9.1, на южном озере минерализация 28.8 г/дм^3, pH 8.7. Третье из Красненьких — восточное озеро — представляет собой типичное для Хакасии тростниково-гребенчатордестовое озеро, хотя, возможно, что в годы низкой водности минерализация воды повышается, и в нем также развивается руппия. На Красненьких озерах, особенно на южном, руппия гораздо более обильна, чем в урочище «Трехозерки», она образует ценозы площадью более 300 м^2 и проективным покрытием 30—70 %. Кроме руппии, на южном озере отмечен рдест гребенчатый, на обоих руппиевых озерах — заросли тростника на берегу. На восточном озере заросли тростника оконтуривают берега.

Считаем необходимым включить *Ruppia cirrhosa* и *R. maritima* в Красную книгу Республики Хакасия.

Благодарности

Автор благодарен В. В. Кириллову, Н. И. Ермолаевой, А. В. Котовщикову (ИВЭП СО РАН), М. А. Клещеву (ИЦиГ СО РАН) за содействие в проведении полевых работ на Новосибирском водохранилище. Е. С. Задереев (ИБФ СО РАН), А. И. Киприянов и О. О. Липаткина оказали неоценимую помощь в проведении экспедиционных работ в Республике Хакасия.

Экспедиционные работы в Хакасии поддержаны грантом МСОП № KAA040 в рамках проекта «Стратегия сохранения растений Алтае-Саянского экорегиона (на примере Кемеровской области)».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волобаев П. А. Caulinia minor (All.) Coss. et Germ. — новый вид для флоры Кемеровской области // Природа и экономика Кузбасса. Новокузнецк, 1989. С. 103—105.

Волобаев П. А. Новые и редкие для Сибири виды высших водных растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 616—618.

Волобаев П. А. Caulinia minor // Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Кемерово, 2000. С. 116.

Гусева В. Н. Цицания широколистная *Zizania latifolia* Turcz. в мелководье Новосибирского водохранилища // Растительность Приобья и ее хозяйственное использование. Новосибирск, 1973. С. 191—199.

Дурникин Д. А. Флористические находки в Сибири // Turczaninovia. 2005. Вып. 2. С. 41—43.

Дурникин Д. А. Caulinia minor // Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул, 2006. С. 145.

Дурникин Д. А., Зарубина Е. Ю., Ковешникова А. С. Динамика растительности Колыванского озера (Алтайский край) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. тр. Барнаул, 2005. Вып. 11. С. 84—90.

Кашина Л. И. Семейство *Ruppiaceae* — Руппиевые // Флора Сибири: *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. Т. 1. С. 105—107.

Ковтонюк Н. К. Ceratophyllaceae // Флора Сибири. Т. 6. *Portulacaceae—Ranunculaceae*. Новосибирск, 1993. С. 97.

Кузнецова О. А. Семейство *Ceratophyllaceae* // Флора СССР. Т. 7. 1937. С. 15—20.

Липаткина О. О. Аннотированный список видов высших сосудистых растений степного комплекса участков заповедника «Хакасский» // Заповедник «Хакасский». Абакан, 2001. С. 62—100.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Новые и редкие для флоры Северного Казахстана виды цветковых гидрофитов // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 11. С. 1572—1573.

Свириденко Б. Ф., Бекишева И. В., Пликина Н. В. и др. Флористические находки в Омской, Тюменской и Новосибирской областях // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 2. С. 308—312.

Степанов Н. В. Флористические находки в Красноярском крае // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 725—729.

Ханминчун В. М. Najadaceae // Флора Сибири. Т. 1. *Lycopodiaceae—Hydrocharitaceae*. Новосибирск, 1988. С. 108—110.

Цвелёв Н. Н. О новом для СССР виде рода *Ruppia* (*Ruppiaceae*) с Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. Л., 1981. Т. 18. С. 58—59.

Цвелёв Н. Н. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР // Новости систематики высших растений. Л., 1984. Т. 21. С. 232—242.

Юзепчук С. В. Najadaceae // Флора СССР. Т. 1. Л., 1934. С. 269—275.

SUMMARY

In 2007, one new and three rare to Siberia species were found. *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande was found for the first time in Siberia. The record of *Ceratophyllum oryzetorum* Kom. is the first one in Novosibirsk Region and Altaysky Kray. *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ. was found for the first time in Novosibirsk Region. Two new localities of *Ruppia maritima* L. in Khakasia were revealed, in Altaysky and Shirinsky districts.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 58.006 : 378.1

© Р. В. Камелин,[1] В. В. Бялт,[1] А. А. Егоров[2]

ГЕРБАРИИ ВУЗОВ МИНИСТЕРСТВА ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИИ: ИХ ОБРАЗОВАТЕЛЬНАЯ И НАУЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

R. V. KAMELIN, V. V. BYALT, A. A. EGOROV. HERBARIA OF HIGHER EDUCATION INSTITUTIONS OF THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF RUSSIA: THEIR EDUCATION AND SCIENTIFIC ACTIVITY

[1]Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Отдел Гербарий высших растений
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: byalt66@mail.ru
[2]Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия
E-mail: egorovfta@yandex.ru
Поступила 23.03.2009

Дается анализ научной и образовательной деятельности Гербариев Министерства образования и науки Российской Федерации (всего 68). Отмечена важная роль университетских гербариев в системе биологического образования, их роль в развитии систематики и географии растений и подготовке высококвалифицированных специалистов в этой области. Большое число монографий, журналов и периодических изданий по систематике, таксономии, географии растений, биоразнообразию и флористике готовятся и публикуются на базе университетских гербариев. Начиная с 2001 г. Министерство образования и науки РФ регулярно оказывает помощь Гербариям вузов на основе конкурсов проектов по поддержке уникальных объектов министерства.

Ключевые слова: биология, ботаника, гербарии, уникальные объекты, высшая школа, образование.

Как свидетельствует практика, большая часть Гербариев при высших учебных заведениях России создавалась, прежде всего, как база учебного процесса, позволявшая иллюстрировать многие учебные курсы географии, биологии и ботаники дополнительным материалом, а также препаратами для микроскопических и других исследований. Гербарии вузов, сначала выполнявшие исключительно образовательные функции, становились со временем крупными научными центрами, поскольку в них накапливались уникальные коллекции гербарных образцов, а вокруг выдающихся ученых и профессоров, работавших здесь, формировались научные школы. В качестве показательного примера можно назвать Гербарий им. П. Н. Крылова Томского университета. Он был основан в 1885 г. приглашенным из Казани ботаником П. Н. Крыловым. Это был первый за Уралом Гербарий университета, который на протяжении почти столетия был настоящим центром ботанической науки в Сибири. П. Н. Крыловым была разработана система оформления и хранения коллекций, до сих пор обеспечивающая их надежную сохранность, информативность и удобство использования. Н. П. Крыловым на базе Гербария создана первая в Сибири научная ботаническая школа, ее ранними представителями были такие известные ботаники, как Б. К. Шишкин, В. В. Ревердатто, Л. П. Сергиевская, Е. В. Никитина и др. (Сергиевская, 1961; Положий, 1986, 1995). Со временем Гербарий приобрел даже определенную автономность внутри университета.

Практически то же самое можно сказать про старейшие вузовские Гербарии России — Московского государственного университета (MW), Санкт-Петербургского университета (LECB), Казанского университета (KAZ) и многих других университетов, имеющие богатую историю и до сих пор играющие важную роль в ботанических исследованиях нашей страны.

Уникальным был и накапливающийся в каждом Гербарии опыт преподавания ботаники, формировались различные ботанические спецкурсы и практикумы, расширяющие возможности преподавания ботанических дисциплин и подготовки специалистов высшей квалификации. Современные Гербарии являются центрами обучения и просвещения учащихся и широких слоев населения. Сотрудники Гербариев организуют различные научные проекты по изучению растительного покрова и его охране, профориентации школьников, осуществляют консультации населения, работников карантинной инспекции, службы защиты растений, управления здравоохранения, музеев и других учреждений по вопросам ресурсов лекарственных растений, биологии, экологии и распространению отдельных видов. В последнее время они вносят свой вклад в создание информационно-поисковых систем регистрации и систематизации объектов биоразнообразия, обеспечивающих широкий доступ к этим данным не только специалистам, но и любителям природы. Например, в МГУ поддерживается сайт: «Ботанический сервер Московского университета», 1998—2008 (http://www.herba.msu.ru), номинант Всероссийского конкурса образовательных ресурсов Интернета, — крупнейший научный ботанический сайт русскоязычного Интернета, функционирование которого поддерживается сотрудниками 4 ботанических кафедр МГУ. Большинство страниц сайта посвящены Гербарию и различным проектам, связанным с ним (история Гербария, состав коллекций, цифровой гербарий, коллекция изображений типовых образцов и т. д.).

Во всех крупных гербариях вузов со временем происходит разделение их фондов на коллекции, обеспечивающие научные исследования (в том числе с выделением разделов общего систематического гербария, именных коллекций крупных ученых, регионального гербария, иногда — дублетного фонда) и коллекции, используемые в учебном процессе — демонстрационный и раздаточный гербарий, гербарий для определения на практических занятиях, справочный гербарий по местам летней практики и т. д.

Гербарные фонды используются и при проведении олимпиад по ботанике и биологии среди школьников и студентов. В ряде случаев часть дублетных образцов передается в школы и другие детские организации.

С 2003 г. по заказу Министерства велись работы по анализу образовательной, научной и социальной деятельности уникальных объектов системы образования (Бер и др., 2004; Бер, Егоров, 2008), включая гербарии и ботанические сады. Одним из крупных результатов работы был анализ, посвященный деятельности ботанических садов Минобрнауки РФ и Московского государственного университета (Егоров и др., 2005; Ботанические сады.., 2006а, 2006б; Егоров и др., 2006; Камелин и др., 2006; Уникальные.., 2006). Темой данной публикации является анализ деятельности гербариев вузов.

В настоящее время в мире имеется 3382 Гербария, официально зарегистрированные в Нью-Йорке (Комитет по регистрации Гербариев мира на базе International Association for Plant Taxonomy (IAPT) и The New York Botanical Garden (NYBG)), включенных в Index Herbariorum (см. сайт http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp) и множество еще не включенных в реестр. В России на 2004 г. кураторами гербариев в Ботаническом институте было зарегистрировано 166 (169) Герба-

риев (Бялт, 1998; Гельтман, Бялт, 1998; http://ww.binran.ru/projects/herbaria/herb-list-rus.thml). Как показал анализ имеющихся данных, наиболее полно представленных на сайтах Ботанического института РАН (www.binran.ru/projects/herbaria/index.html) и Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии (http://ftacademy.ru/UserFiles/UO/), у нас имеются сведения о 68 Гербариях, принадлежащих 60 вузам (см. таблицу). Большая часть их — 60 гербариев — в вузах Минобрнауки РФ, 5 — в Минсельхозе РФ, 2 — в Московском ГУ, 1 — в Минздравсоцразвития РФ. Также имеются сведения о наличии Гербариев в других вузах (http://ftacademy.ru/UserFiles/UO/: научный гербарий Вологодского ГПУ, гербарий Среднего Приангарья Иркутского ГПУ, гербарий Тверского государственного технического университета), но данных по ним мы не имеем.

Как видно из таблицы, старейшими Гербариями вузов России являются Гербарии Московского ГУ (1765), Санкт-Петербургского ГУ (1823), Казанского ГУ (1836), крупнейшими — Санкт-Петербургского ГУ (около 1 400 000), Московского ГУ (около 900 000), Томского ГУ (около 500 000) и др. В Гербариях вузов РФ, представленных в таблице, насчитывается более 5.5 млн образцов. Типовые образцы выявлены в 19 гербариях.

Гербарии всего мира ведут активную научно-исследовательскую работу в области ботаники и биоразнообразия в целом. Их коллекции и библиотеки являются прекрасной базой для таких исследований и учебно-научной работы студентов и аспирантов. На базе многих Гербариев готовятся научные работы, выполняются магистерские, дипломные и курсовые работы, готовятся докторские и кандидатские диссертации. Серьезные исследования в области географии растений, флористики, систематики и морфологии, как правило, невозможны без гербарных коллекций. Кроме того, многие крупные Гербарии имеют собственное или закрепленное за ними оборудование, лаборатории, системы обработки информации и современное оборудование для исследований на молекулярном и генетическом уровнях и т. д. Но, несомненно, особое внимание в Гербариях уделяется систематике и таксономии растений. На базе ряда Гербариев ведется подготовка специалистов систематиков и флористов из других стран, а также выполняются работы по межвузовскому и международному обмену специалистами.

Конечно, не все Гербарии вузов имеют возможности проводить специальные научные исследования (из-за отсутствия штата научных сотрудников или оборудования), но все они могут внести свой вклад в развитие науки, предоставляя исследователям свободный доступ к своим коллекциям и имеющемуся оборудованию. Опыт показывает, что даже в небольших гербарных коллекциях находятся весьма интересные для специалистов материалы.

На базе ряда наиболее крупных и известных вузовских Гербариев, таких как Гербарий Московского ГУ, Санкт-Петербургского ГУ, Томского ГУ, наиболее обеспеченных квалифицированными кадрами, проводятся исследования мирового уровня по эволюционной морфологии, систематике, флористике, ботанической географии, экологии растений и т. д. Сотрудники Гербариев ежегодно публикуют различные монографии, сборники материалов конференций и научно-популярные издания, а также большое количество научных статей, тезисов докладов и научно-популярных статей. Так, на базе Гербария им. Д. И. Сырейщикова Московского ГУ за последние годы опубликованы такие крупные издания, как «Флора Средней полосы европейской части России П. Ф. Маевского», «Иллюстрированный определитель растений Средней России» (3 тома) и др. Гербарные коллекции МГУ хорошо описаны в ряде специальных изданий: «Herbarium Linneanum» (Губанов, 2002), «Гербарий Московского университета (MW)» (2006) и др.

Список и состояние Гербариев вузов России по городам и по состоянию на 2004 г.
(названия вузов приведены в соответствии с современными)

Город	Название гербария, международный акроним	Год основания	Число листов	Наличие типов
Астрахань	Гербарий Астраханского ГУ (бывшего ГПУ)	1964	5000	Нет
Барнаул	Гербарий Алтайского ГУ (ALTB)	1973	80 000	Есть
Белгород	Гербарий Белгородского ГУ (BSU)	1970	18 250	Нет
Бирск	Гербарий Бирской государственной социально-педагогической академии	1996	1000	»
Благовещенск	Гербарий Благовещенского ГПУ	1961	30 000	»
Брянск	Гербарий Брянского ГУ (быв. ГПУ)	1950	20 000	»
Владивосток	Гербарий Дальневосточного ГУ (FENU)	1963	55 000	»
Владимир	Гербарий Владимирского ГПУ	1962	8000	»
Воронеж	Гербарий факультета географии и геоэкологии Воронежского ГУ (VORG)	1988	12 000	»
	Гербарий кафедры биологии и экологии растений Воронежского ГУ (VOR)	1918	60 000	Есть
Екатеринбург	Гербарий Уральского ГУ	1950	30 000	Нет
	Гербарий Уральского ГПУ (URP)	1970	16 000	»
Елабуга	Гербарий Елабужского ГПУ	1995	1200	»
Ижевск	Гербарий Удмуртского ГУ (UDU)	1955	50 000	»
Иркутск	Гербарий кафедры ботаники и генетики Иркутского ГУ (IRKU)	1919	100 000	Есть
	Гербарий Ботанического сада Иркутского ГУ	—	12 000	Нет
Йошкар-Ола	Гербарий Марийского ГУ (YOLA)	1972	19 000	»
Казань	Гербарий Казанского ГУ (KAZ)	1836	120 000	Есть
Калининград	Гербарий Российского ГУ им. Иммануила Канта (KLGU)	1964	45 000	Нет
Кемерово	Гербарий кафедры ботаники Кемеровского ГУ (KEM)	—	38 000	»
Краснодар	Гербарий Кубанского ГАУ* (KBAI)	1958	50 000	»
Красноярск	Гербарий Сибирского федерального университета, Красноярский ГУ (KRSU)	1975	20 000	Есть
	Гербарий Красноярского ГПУ (KRAS)	1938	100 000	»
	Гербарий Красноярского ГАУ*	1963	7000	Нет
Курган	Гербарий Курганского ГУ	1963	25 000	»
Курск	Гербарий кафедры ботаники Курского ГУ (KURS)	—	7000	»
Майкоп	Гербарий Адыгейского ГУ (MAY)	1963 (1970)	2500	»
Махачкала	Гербарий Дагестанского ГУ (LENUD)	1942	150 000	—
Москва	Гербарий Московской сельскохозяйственной академии*	1895	55 000	Есть
	Гербарий Московского ПГУ (MOSP)	1890-е	140 000	»
	Гербарий кафедры биогеографии географического факультета Московского ГУ (MWG)	—	90 000	—
	Гербарий биологического факультета Московского ГУ (MW)	1765	900 000	Много
Нальчик	Гербарий Кабардино-Балкарского ГУ (KBHG)	1977	40 000	Есть
Омск	Микологический гербарий кафедры защиты растений и лесной мелиорации Омского ГАУ* (OMSKM)	1920	45 000	Нет
	Гербарий Омского ГПУ	1932	10 000	Есть
Орел	Гербарий Орловского ГУ	1850	22 000	Нет
Пенза	Гербарий Пензенского ГПУ (PKM)	1894	200 000	Есть

Город	Название гербария, международный акроним	Год основания	Число листов	Наличие типов
Пермь	Гербарий Пермского ГУ (PERM)	1918	90 000	»
Петрозаводск	Гербарий Петрозаводского ГУ (PZV)	1940	70 000	Нет
Пятигорск	Гербарий Пятигорской фармацевтической академии** (PGFA)	1943	50 000	Есть
Ростов-на-Дону	Гербарий Южного ФУ (RV)	1936	300 000	»
	Гербарий Ботанического сада Южного ФУ (RWBG)	1992	30 000	Нет
Рязань	Гербарий Рязанского ГУ (бывшего ГПУ)	1970	10 000	»
Самара	Гербарий Самарского ГУ (SMR)	1971	27 000	»
	Гербарий Самарского ГПУ	1934	6000	»
Санкт-Петербург	Гербарий Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии (KFTA)	1865	170 000	Есть
	Гербарий Российского ГПУ (HERZ)	2000	20 000	»
	Гербарий кафедры геоботаники Санкт-Петербургского ГУ	1932	10 000	Нет
	Гербарий кафедры ботаники Санкт-Петербургского ГУ (LECB)	1823	1 400 000	Есть
Саранск	Гербарий Мордовского ГУ (GMU)	1963	20 000	Нет
Саратов	Гербарий Саратовского ГУ (бывшего ГПУ) (SARAT)	1988	9000	»
	Гербарий Ботанического сада Саратовского ГУ (бывшего ГПУ)	—	10 000	»
Ставрополь	Гербарий Ставропольского ГУ (SPI)	1930	35 000	»
Сыктывкар	Гербарий Сыктывкарского ГУ	1974	30 000	»
Тверь	Гербарий кафедры ботаники Тверского ГУ	1990	17 400	»
	Гербарий Ботанического сада Тверского ГУ (TVBG)	1997	8000	»
Томск	Гербарий Томского ГУ (TK)	1885	500 000	Есть
	Гербарий Сибирского ботанического сада Томского ГУ	1980	4000	Нет
Тула	Гербарий Тульского ГУ	1988	13 000	»
Тюмень	Гербарий Тюменского ГУ	1937	50 000	»
Улан-Удэ	Научный Гербарий Бурятского ГУ	1962	10 000	»
	Гербарий Бурятской сельскохозяйственной академии*	1978	1000	»
Ульяновск	Гербарий Ульяновского ГПУ (UPSU)	1946	12 000	»
Челябинск	Гербарий Челябинского ГПУ (CHPU)	1990	20 000	»
Чита	Гербарий Забайкальского государственного гуманитарно-педагогического университета	1964	2000	»
Якутск	Гербарий Якутского ГУ	1943	40 000	»
Ярославль	Гербарий Ярославского ГУ (YAR)	1988	7500	»
	Гербарий Ярославского ГПУ (USPIY)	1924	105 000	»

Примечание. «—» — отсутствие данных. Ведомственная принадлежность вузов: * — Минсельхоз РФ, ** — Минздравсоцразвитие РФ, без пометки — Минобрнаука РФ и Московский ГУ.

Можно отметить высокий уровень научных исследований, проводимых коллективом Гербария и Ботанического сада Алтайского университета (ALTB) в Барнауле, что позволяет уже 11 лет издавать журнал «Turczaninowia», в котором печатаются работы по флористике и систематике растений, а также труды ботанического сада «Флора и растительность Алтая» (1—2 выпуска в год), где также печатаются работы по различным направлениям ботаники и интродукции растений. Кроме того, здесь опубликовано немало монографических работ, из которых можно упомянуть «Определитель папоротников России», 1 том «Флоры Алтая», «Материалы по истории флоры Азии», учебные пособия «Лекции по систематике растений», «Сложноцветные», «Крестоцветные» и др.

Гербарий им. П. Н. Крылова Томского ГУ (ТК) давно развивается и как научно-исследовательское учреждение, и как широкая по профилю база учебного процесса (Положий, 1986, 1995). В нем есть отдел учебного Гербария и тематическая коллекция хозяйственно ценных растений — лекарственных и кормовых растений, а также коллекция редких, нуждающихся в охране видов на территории Сибири. Среди основных коллекций Гербария наиболее ценной является коллекция типов сосудистых растений, описанных с территории Сибири, включающая более 270 образцов, но работа по их выделению еще продолжается. Например, в 2003—2004 гг. было выделено 142 аутентичных образца из исторической коллекции Г. С. Карелина и И. П. Кириллова, часть которой хранится в Гербарии ТГУ.

На основе хранящихся в Гербарии Томского ГУ коллекций написаны фундаментальные труды по флоре Сибири: «Флора Алтая и Томской губернии» (7 томов) и «Флора Западной Сибири» (12 томов) П. Н. Крылова, «Флора Забайкалья» (4 выпуска) Л. П. Сергиевской, «Флора Красноярского края» (14 выпусков) под редакцией А. В. Положий, часть томов «Флоры Сибири» под ред. А. В. Положий; в настоящее время 8 томов этого издания уже переведены и изданы на английском языке. По материалам Гербария издаются периодические выпуски работ в области систематики растений — «Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете» (вышло уже 100 выпусков), который высоко ценится в ботанических учреждениях России и за рубежом (Положий, Балашова, 1989).

Гербарий кафедры ботаники Санкт-Петербургского ГУ (LECB) является крупнейшим вузовским гербарием России (1.3—1.4 млн образцов высших и низших растений и грибов). Здесь хранятся старейшие в России гербарные образцы середины XVII в. Самый старый на сегодняшний день гербарный лист, выявленный в LECB, датируется 1656 годом! На базе Гербария Санкт-Петербургского ГУ наряду с учебным процессом проводится активная работа по изучению флоры Северо-Востока и Северо-Запада России, флор охраняемых территорий и редких растений, идет активная работа по разбору и изучению именных коллекций Бонгарда и Линдемана, в которых уже выявлены около 500 типовых образцов высших растений, включая уникальные изотипы и синтипы К. Вильденова с оригинальными этикетками (Бубырева и др., 2002, 2003а, б; Bubyreva et al., 2005, 2008) и др. Среди типов Вильденова, выявленных в LECB, оказалось несколько образцов отсутствующих в Каталоге Вильденовского гербария в Берлине (B-WILLD)! (Бубырева и др., 2006).

В Гербарии Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии (KFTA) также ведется активная работа с гербарными коллекциями, включая выявление типовых образцов, хранящихся здесь (Byalt, 1999). В настоящее время стартовал проект по типификации Дендрологического гербария Э. Л. Вольфа, в результате чего уже выявлено около 330 аутентичных образцов (голотипов, изотипов и

синтипов). Это поставило Гербарий KFTA в ряд важнейших вузовских Гербариев России после Московского ГУ, Санкт-Петербургского ГУ и Томского ГУ. В ходе проекта планируется визуализация выявленных типовых образцов Вольфа (т.е. включение изображений типовых образцов и их этикеток в базу данных Санкт-Петербургской лесотехнической академии с выходом в Интернет), что значительно расширит доступность этих образцов для ученых разных стран.

Еще раз подчеркнем, что в коллекциях гербариев вузов содержится значительное число уникальных образцов, включая ценнейшие исторические коллекции (например, образцы К. Линнея в Московском ГУ, К. Вильденова в Санкт-Петербургском ГУ, Э. Вольфа в Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии и мн. др.).

Научные исследования в Гербариях, так же как и в вузовских ботанических садах (Камелин и др., 2006), особенно важны при подготовке специалистов высшей квалификации. В результате научно-исследовательской работы сотрудники гербариев и преподаватели здесь повышают свой профессиональный уровень, что на определенном этапе может завершаться и подготовкой докторских диссертаций. Ранее разработанная схема подготовки специалиста от студенческой скамьи до специалиста высшей квалификации на базе ботанических садов (Ботанические.., 2006; Егоров и др., 2006) в целом подходит для всех уникальных объектов и ниже приводится в адаптированном варианте для крупнейших вузовских Гербариев (мелкие Гербарии в меньшей степени вовлечены в этот процесс из-за отсутствия возможностей для серьезных научных исследований).

I этап: начало обучения. Теоретическое и практическое обучение в аудитории по ботаническим дисциплинам. Учебная практика в Гербарии (закрепление учебного материала). Отбор студентов.

II этап: через 2—3 года. Начало специализации студентов при работе по самостоятельной научной тематике. Прохождение производственной практики. Отбор студентов.

III этап: через 4 года. Углубление знаний по специальной литературе, собственным и другим материалам. Прохождение преддипломной практики. Защита дипломной работы или проекта. Поступление в магистратуру. Работа по теме магистерской диссертации.

IV этап: через 5—6 лет. Защита магистерской диссертации. Поступление в аспирантуру. Обучение и повышение научной квалификации в лабораториях и в Гербарии. Защита кандидатской диссертации.

V этап: до 14 лет и более. Разработка самостоятельных тем в процессе подготовки докторской диссертации.

Подготовка высококвалифицированных специалистов на базе гербариев, как и на базе ботанических садов, занимает не менее 9 лет, а выход на защиту докторской диссертации в среднем 14 лет. Как показывает опыт, чаще всего от защиты кандидатской до докторской диссертации проходит 20—30 лет, так как подготовка опытного специалиста в области ботаники (особенно систематики растений) процесс очень сложный.

Система Министерства образования по мере возможности оказывает уникальным объектам вузов, в том числе и Гербариям, реальную поддержку на проведение научных исследований и поддержание материальной базы, организуя конкурс научных проектов на развитие научного потенциала высшей школы (Бер и др., 2004; Бер, Егоров, 2008). Необходимо подчеркнуть, что уникальным объектам в системе Минобразования России (гербарии, ботанические сады, музеи, обсерватории, биологические станции и полигоны) стали уделять должное внимание только начиная

с 80-х годов XX столетия, что было реализовано в рамках крупной программы формирования и развития межвузовских экспериментально-производственных комплексов, организованной Министерством высшего и среднего специального образования РСФСР в 1986—1990 гг. В период перестройки интерес к уникальным объектам высшей школы значительно снизился. К сожалению, это было время утрат. В эти годы были утеряны многие уникальные объекты, прекратили свое существование многие гербарные коллекции, ботанические сады, музеи, уникальные учебные лаборатории и стенды, обсерватории. Дальше мириться с таким положением в отношении уникальных объектов высшей школы было нельзя.

В связи с этим было найдено новое решение проблемы. Начиная с 2001 г. Минобрнаука России регулярно организует научный конкурс проектов по уникальным объектам Министерства, к которым относятся, в том числе Гербарии и ботанические сады, и тем самым оказывая им дополнительную поддержку на проведение научных исследований. В 2001 г. в конкурсе участвовало свыше 90 авторских коллективов уникальных объектов, из которых успешно реализованы 13 проектов. В 2002 г. было подано 98 заявок, из которых 42 проекта реализованы. В 2001—2002 гг. на базе Гербариев не было выполнено ни одного проекта. В 2003 г. из 38 проектов победителей один — по Гербариям. В 2004 г. из 100 поданных проектов 44 выиграли, среди которых 2 по Гербариям. В конкурсе на 2005 г. и на 2006—2008 гг. из около 200 поданных проектов было более 80 проектов победителей, в том числе соответственно 3 и 7 по Гербариям. Необходимо отметить, что довольно высокую активность в подаче заявок проявили Гербарии в последние годы. Так, в 2005 г. было подано 11 проектов, а в 2006 г. — 14.

В 1993 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург, Россия) состоялась Международная конференция по сохранению ботанических коллекций. Конференция проводилась при поддержке ЮНЕСКО и Международного совета научных союзов. Она собрала представителей из 13 республик бывшего СССР и 8 других стран, включая участников из многих наиболее крупных и активных ботанических учреждений мира. Участники конференции обсудили практику работы с коллекциями в различных странах, состояние ботанических коллекций в странах бывшего СССР и различные аспекты международного сотрудничества в будущем.

Конференция приняла Меморандум, основные положения которого до настоящего времени остались актуальными. В Меморандуме были отраженны выводы, сделанные на основании сообщений представителей ботанических учреждений бывшего СССР и крупных ботанических учреждений Европы и Северной Америки.

Ниже приведены выводы, сделанные на основании сообщений представителей ботанических учреждений бывшего СССР (некоторые пункты Меморандума приведены в оригинале).

1. «Конференция подтверждает важность обеспечения поддержки и сохранения ботанических коллекций во всем мире. Важнейшее значение этих коллекций, как живых, так и фиксированных, состоит в том, что они представляют постоянную информацию о мировом разнообразии цветковых растений, голосеменных, папоротников, мхов, водорослей, грибов и лишайников, включая те из них, которые находятся под угрозой исчезновения или уже исчезли. Коллекции представляют собой один из важнейших инструментов ботанической науки и важнейший ресурс для исследований во многих областях знания, включая агрономию, лесоведение, охрану здоровья, экономическую ботанику, экологию, охрану природы, биогеографию, эволюцию растений. Коллекции также являются частью культурного наследия че-

ловечества и неотъемлемой частью международной научной мысли и достижений, представляя результаты коллективных усилий буквально тысяч людей на протяжении столетий».

2. «Конференция показала, что Россия и другие страны бывшего СССР имеют более 230 ботанических коллекций, насчитывающих свыше 25 миллионов образцов, включая многочисленные коллекции гербарных образцов, живые коллекции и коллекции ископаемых. Эти коллекции имеют неоценимое значение для международного ботанического сообщества. Многие включают типовые образцы (специальные образцы, определяющие употребление названий растений) со всего мира».

3. «Плохое состояние сохранения и неадекватная система руководства ботаническими коллекциями в странах бывшего СССР вызывает большую озабоченность мирового ботанического сообщества. Большинство учреждений не имеют специальных зданий и условий для хранения и обработки коллекций, не имеют оборудования для поддержания необходимого уровня пожарной безопасности и защиты против насекомых-вредителей. Системы электроснабжения и отопления часто находятся в плохом состоянии…».

4. Существуют проблемы с кадрами исследователей и техников даже в крупнейших учреждениях, а некоторые учреждения не имеют такого штата вовсе, а также существенные проблемы, препятствующие международному безвалютному обмену: высокие почтовые расходы, таможенные пошлины и другие затраты. «В значительной степени это положение вызвано отсутствием специального финансового обеспечения со стороны правительств (даже в институтах Академии наук)».

Ниже приведены некоторые выводы, сделанные на основании сообщений представителей крупных ботанических учреждений Европы и Северной Америки:

1. «Учреждения Северной Америки и Европы также сталкиваются с проблемами деятельности важнейших коллекций, хотя эти проблемы и не такого масштаба, как в странах бывшего СССР».

2. «Большинство учреждений используют стратегический план, чтобы определить пути достижения своей роли или цели. Проекты и виды деятельности, включенные в план, тщательно оцениваются, определяется их приоритетность, ясно определяется ожидаемое влияние на увеличение возможностей учреждения достичь заявленной цели».

Конференция приняла решение, некоторые пункты которых приведены ниже.

1. «Провести детальный учет и оценку существующих ботанических коллекций на территории бывшего СССР, отмечая их размер, масштаб, состояние обслуживания, необходимость дополнительных помещений для нормального развития и сделать эту информацию доступной для международного научного сообщества, ответственных правительств, финансирующих учреждений и т. д.».

2. Необходимо, чтобы каждое учреждение, имеющее ботанические коллекции, разработало цели, реальный стратегический план, определило приоритеты развития, провело мероприятия для достижения цели.

3. «Обратить внимание международных, правительственных и неправительственных учреждений и фондов на особую важность оказания необходимой поддержки деятельности и использования ботанических коллекций и рекомендовать им разработать и осуществить специальные программы для этой цели».

Выводы и решения конференции свидетельствуют о высоком значении ботанических коллекций, о плохом техническом состоянии помещений, оснащении, комплектации кадрами, о недостаточной поддержке со стороны государства и различ-

ных фондов. Эти же выводы можно применить, наверное, к любой коллекции и музею вузов и других учреждений.

Учет и анализ деятельности Гербариев сопровождается тем, что появляется необходимость разделения коллекций на категории уникальности и значимости. Для определения уникальности гербарных коллекций само собой напрашивается следующий критерий — признание их уникальности мировой научной общественностью. Международная конференция по сохранению ботанических коллекций в 1993 г. определила список важнейших ботанических коллекций бывшего СССР, насчитывающий всего 45 наименований. По России были выделены 16 Гербариев, среди которых 6 относятся к нынешнему Минобрнауки России.

Размеры и ценность гербарных коллекций очень различны. Поэтому встает вопрос, какие из них отнести к уникальным объектам и по каким критериям? Вероятно, при этом должны учитываться время создания коллекции, география представленных в коллекции образцов, общее количество экземпляров, наличие исторических коллекций и типовых образцов. Старейшие Гербарные коллекции вузов, как правило, имеют наибольшие гербарные фонды. Так, например, в Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии они насчитывают порядка 170 тысяч образцов (Крестовская и др., 1994), среди которых имеются многочисленные типовые образцы и уникальные сборы из разных регионов России и со всего мира. Здесь представлены именная коллекция Э. Л. Вольфа (Дендрологический гербарий) и целый ряд коллекций XIX в. Имеются современные сборы из малоизученного района — севера Западной Сибири, которые позволили определить границы распространения ряда видов (Егоров, Кукуричкин, 1999, 2002, 2003; Титов, Потокин, 2001; Растительность.., 2002; Егоров и др., 2003).

В то же время многие молодые Гербарии (с числом образцов около 2—3 тыс.) и молодые ботанические сады пока что не могут соответствовать этим критериям. Хотя и среди относительно недавно созданных Гербариев имеются исключения. Так, Гербарий Алтайского ботанического сада Алтайского университета (Барнаул) был причислен к уникальным гербариям, так как он уже насчитывает 250 тыс. листов из разных регионов Алтая и Южной Сибири, Монголии и Западного Китая и пополняется очень быстрыми темпами (был основан только в 1973 г.). Гербарий Ботанического сада Ростовского государственного университета (RWBG) насчитывает около 30 тыс. листов растений природной флоры Ростовской обл. и интродуцентов из коллекций ботанического сада, хотя создан только в 1992 г.

По-видимому, все Гербарии с общим фондом более 20—25 тыс. образцов могут претендовать на статус уникального объекта системы образования.

Но в дополнение к выше охарактеризованным крупным гербариям следует особо выделить еще некоторые исключительно важные коллекции, хранящитеся в ряде других вузов России. Это Гербарий Казанского университета (KAZ) (около 120 000 образцов), в котором, кроме большого гербарного собрания с территории Татарстана и вообще Поволжье и Прикамья, хранятся важные именные гербарии академика Ф. И. Рупрехта, проф. П. Я. Корнух-Троцкого и др. В Гербарии Пензенского государственного педагогического университета (PKM) (около 200 000 образцов), в том числе большой гербарий проф. И. И. Спрыгина и его учеников из разных регионов России. Наиболее крупные региональные коллекции собраны также в Воронежском ГУ (три гербарных собрания с общим фондом более 80 000 листов), в Иркутском государственном университете (более 100 000 образцов), в Красноярском государственном педагогическом университете (до 100 000 образцов), в Дагестанском государственном университете (около 150 000 листов), в Пермском государственном университете (90 000 листов, в том числе уральский герба-

рий П. В. Сюзева), в Саратовском государственном университете (около 90 000 листов) и др.

Нельзя забывать и о развитии малых и средних по числу образцов гербарных коллекций, так как им еще сложнее получить финансирование и другую материальную поддержку. Из небольших Гербариев со временем также могут вырасти новые уникальные объекты и научные школы при своевременной поддержке со стороны государства. Например, Комитет по регистрации Гербариев мира в Нью-Йорке дает акронимы и регистрирует в своей базе данных Гербарии, в которых имеется не менее 5000 гербарных листов. Для этого достаточно послать анкету в Нью-Йорк (http://www.binran.ru/projects/herbaria/herblist-rus.html). Наш опыт показывает, что собрать и обработать такое количество гербария можно за 1—2 года. При этом зарегистрированный Гербарий с акронимом автоматически повышает свой статус до международного уровня.

В завершение необходимо отметить, что Гербарии вузов выполняют образовательную, научную и социальную функции. При этом все осуществляемые функции должны учитывать сложившиеся социальные приоритеты — миссию Гербариев, как и ботанических садов мира описать все разнообразие растительного мира и по возможности приостановить потерю видов растений и их генетического разнообразия во всем мире; сконцентрировать усилия на предотвращении дальнейшей деградации окружающей среды; формировать общественное понимание ценности растительного разнообразия и угроз, которым оно подвергается; предпринимать практические меры для сохранения и улучшения состояния окружающей среды; пропагандировать и обеспечивать долгосрочное использование природных ресурсов нынешними и будущими поколениями.

Благодарности

Материалы подготовлены при поддержке программ Минобрнауки РФ в 2002—2005 гг. и по программе «Развитие научного потенциала высшей школы» в 2006—2008 гг. по проекту РНП.2.2.3.1.8258 и в 2009 г. по проектам РНП.2.2.1.2.3392 и РНП.2.2.3.1.2670.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бер М. Н., Егоров А. А. Государственная поддержка и структура естественнонаучных уникальных объектов Минобрнауки России // Диалоги о прошлом и настоящем / Под ред. И. В. Зимина, Н. В. Павловой. СПб., 2008. С. 41—47.

Бер М. Н., Егоров А. А., Селиховкин А. В. Уникальные объекты системы образования и их государственная поддержка // Актуальные проблемы вузовских музеев: Матер. межвуз. науч.-практич. конф. 23 ноября 2004. СПб., 2004. С. 14—15.

Ботанические сады и дендрологические парки высших учебных заведений / Л. Н. Андреев, М. Н. Бер, А. А. Егоров, Р. В. Камелин, Е. А. Лурье, А. А. Прохоров, М. Н. Стриханов, А. В. Селиховкин // Международный журнал ботанических садов: Hortus botanicus, 2006а. Вып. 3. С. 5—27.

Ботанические сады и дендрологические парки высших учебных заведений Федерального агентства по образованию Министерства образования и науки Российской Федерации / Н. П. Адонина, С. В. Апарин, М. Н. Бер, К. Н. Бочкарева, Н. С. Данилова, А. А. Егоров, А. В. Елифанов, Н. Х. Еналеева, В. Г. Зиновьев, Б. С. Карамурзов, Г. Ю. Клинкова, Л. И. Котова, В. Я. Кузнецова, Ю. А. Куликов, Л. А. Ладейщикова, С. П. Лобастов, Т. Р. Лоншакова, П. М. Малаховец, Р. Н. Матвеева, Ю. В. Наумцев, А. Р. Ненашев, В. Н. Никитина, В. С. Новиков, О. Л. Пирвердян, А. А. Прохоров, И. К. Редин, А. А. Ретеюм, С. А. Розно, Е. А. Селенина, А. В. Селиховкин, В. Г. Сидоренко, Е. В. Синева, Г. П. Федосеева, Г. М. Шабанова, А. И. Шмаков, С. А. Шумихин, Д. И. Щеглов, А. В. Щенев, Т. А. Яковлева, Т. Г. Яненко // Международный журнал ботанических садов: Hortus botanicus, 2006б. Вып. 3. С. 28—104.

Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В. Исторические коллекции Э. Э. Линдемана и Г. П. Бонгарда в Гербарии СПбГУ (LECB) и их значение для науки // Наука и техника: Вопросы истории и теории: Тез. XXII годичной конф. СПб. отд. Российского нац. ком. по истории и философии науки и техники (26—28 ноября 2002 г.). СПб., 2002. Вып. XVIII. С. 81—83.

Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В. Коллекция Г. П. Бонгарда в Гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета (LECB) // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 2. С. 125—133.

Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В. Эдуард Эммануилович Линдеманн и его коллекция в Гербарии кафедры ботаники Санкт-Петербургского университета (LECB) // Бот. журн. 2003б. Т. 88. № 11. С. 135—143.

Бубырева В. А., Бялт В. В., Орлова Л. В. Типовые образцы К. Вильденова в Гербарии Санкт-Петербургского государственного университета (LECB) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 1. С. 114—132.

Бялт В. В. Гербарии заповедников России // Гербарный пресс. 1998. № 3. С. 5—7.

Гельтман Д. В., Бялт В. В. Инвентаризация гербариев России: процесс пошел // Гербарный пресс. 1998. № 3. С. 2—4.

Гербарий Московского университета (MW). История, современное состояние и перспективы развития / Под ред. И. А. Баландина. М., 2006. 490 с.

Губанов И. А. Каталог типовых образцов сосудистых растений Гербария Московского университета. 2-е изд. М., 2002. 213 с.

Егоров А. А., Кукуричкин Г. М. Интересные ботанические находки в бассейне реки Сабун // Биологические ресурсы и природопользование. Нижневартовск, 1999. Вып. 3. С. 88—95.

Егоров А. А., Кукуричкин Г. М. Материалы к флоре верхнего течения р. Сабун // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов. Нижневартовск, 2002. Вып. 1. С. 37—52.

Егоров А. А., Кукуричкин Г. М. Фиалка короткошпорцевая *Viola brachyceras* Turcz. // Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: животные, растения, грибы. Екатеринбург, 2003. С. 337.

Егоров А. А., Потокин А. Ф., Кукуричкин Г. М. Флористические находки и уточнение границ распространения некоторых видов на северо-востоке таежной зоны Западной Сибири // Ботанические исследования в Азиатской России: Матер. XI съезда Русского ботан. об-ва (18—22 августа 2003 г., Новосибирск; Барнаул). Барнаул, 2003. Т. 1. С. 341—342.

Егоров А. А., Прохоров А. А., Бер М. Н. Образовательная и социальная деятельность ботанических садов вузов Минобрнауки России // Устойчивый мир: на пути к экологически безопасному гражданскому обществу: Тез. докл. XII Междунар. конфер. по экологическому образованию. Владимир, 2006. С. 331—335.

Егоров А. А., Прохоров А. А., Селиховкин А. В. Научная, образовательная и социальная деятельность ботанических садов университетов России // Роль ботанических садов в сохранении и обогащении биологического разнообразия видов: Матер. Междунар. научн. конфер., посвященной 100-летию Ботанического сада Калининградского университета (15—17 сентября 2004 г.), 2005. С. 56—62.

Камелин Р. В. Биологическое разнообразие и интродукция растений // Растительные ресурсы. 1997. Т. 33. Вып. 3. С. 1—11.

Камелин Р. В., Егоров А. А., Прохоров А. А., Бер М. Н. Научная деятельность ботанических садов вузов Минобрнауки России // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции: Матер. Междунар. науч.-практ. конфер., посвященной 165-летию Сухумского ботанического сада и 100-летию Сухумского субтропического дендропарка Института ботаники АНА, 15—20 октября 2006 г. Сухум, 2006. С. 224—228.

Крестовская Т. В., Потокин А. Ф., Титов Ю. В. Гербарий имени И. П. Бородина Санкт-Петербургской лесотехнической академии // Изв. СПб. лесотехнической академии. 1994. Вып. 2 (160). С. 191—200.

Положий А. В. Гербарий им. П. Н. Крылова в Томском университете (к 100-летию со времени основания). Томск, 1986.

Положий А. В. Гербарий Томского университета — национальное достояние // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск, 1995. С. 3—4.

Положий А. В., Балашова В. Ф. Типы таксонов в Гербарии им. П. Н. Крылова. Томск, 1989.

Растительность, флора и почвы Верхне-Тазовского государственного заповедника / Под ред. В. Ю. Нешатаева. СПб., 2002. 154 с.

Сергиевская Л. П. Гербарий им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете (к 75-летию со дня основания). Томск. 1961.

Титов Ю. В., Потокин А. Ф. Растительность поймы реки Таз. Сургут, 2001. 141 с.

Уникальные объекты высшей школы. Ботанические сады и дендрологические парки высших учебных заведений / Под ред. А. А. Прохорова [Электронный ресурс]. Электрон. текстовые, граф. дан. (59 Мб). Петрозаводск, 2006 (CD-ROM).

Barthlott W. The Convention on Biodiversity and Botanic Gardens // W. Barthlott et al. Botanic Gardens and Biodiversity, Federal Agency for Nature Conservation Minister. 2000. P. 25—65.

Bubyreva V. A., Byalt V. V., Orlova L. V., Zhuk A. V. The original Willdenow's collection in Herbarium of Saint Petersburg University (LECB) // Abstracts of XVII International Botanical Congress: Vienna, Austria, Europe, 17—23 July 2005. Vienna, 2005. P. 441.

Byalt V. V. The list of type specimens of *Crassulaceae* in the Herbarium of the St. Petersburg Forestry Academy (KFTA) (Список типовых образцов из семейства *Crassulaceae*, хранящихся в Гербарии Санкт- Петербургской лесотехнической академии (KFTA) // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 7. С. 46—49. En. (Russ.).

Byalt V. V., Bubyreva V. A., Orlova L. V. The history of Eduard Lindemann's collection kept in the Herbarium of Botanical Department of St. Petersburg State University (LECB) // Taxon. 2008. Vol. 57. N 1. P. 1—4. En.

SUMMARY

The analysis of scientific and educational activity of the herbaria of higher education institutions of the Ministry of Education and Science of Russia (68 in total) is given. An important role of the university herbaria in the structure of biological education, their contribution to the progress in taxonomy and geography of plants, to training highly skilled experts in this field is emphasized. A number of monographs, journals and periodicals on plant systematics, taxonomy, geography, biodiversity and floristics are being prepared and published on the base of the university herbaria. Since 2001, the Ministry of Education and Science of Russia renders an additional support to the herbaria on a regular basis, making competitions of scientific projects on support of unique objects of the Ministry.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (091)

© Г. А. Фирсов,[1] И. В. Фадеева[2]

НИКОЛАЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ БУЛЫГИН И ИССЛЕДОВАНИЯ В ОБЛАСТИ БИОКЛИМАТИЧЕСКОЙ ЦИКЛИЧНОСТИ

G. A. FIRSOV, I. V. FADEYEVA. NIKOLAI EVGENIEVICH BULYGIN AND RESEARCH IN THE FIELD OF BIOCLIMATIC CYCLICITY

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gennady_firsov@mail.ru
[2] Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия им. С. М. Кирова
С.-Петербург, Институтский пер., 5
E-mail: butvik@mail.ru
Поступила 29.01.2009

В августе 2009 г. исполняется 85 лет со дня рождения Николая Евгеньевича Булыгина. Ранее его научная деятельность была отражена в ряде публикаций (Ярмишко, 1999; Фирсов, 2004; Фирсов, Ярмишко, 2005). Его идеи, высказанные более 30 лет назад в области интродукции растений, фенологического мониторинга и биоиндикации природных процессов, особенно актуальны сейчас, на фоне глобальных изменений климата.

Уже в первых публикациях за 1961—1965 гг. Н. Е. стал интересоваться влиянием метеорологических факторов на цветение и плодоношение древесных растений, влиянием отдельных аномальных зим и лет на растения, особенностями зимнего покоя, биологии отдельных видов с целью внедрения их в озеленение Ленинграда. В конце 1960-х—начале 1970-х годов вышли в свет работы об использовании математических методов в обработке материалов наблюдений, о фенопрогнозировании и закономерностях погодичного распределения фенодат (Фирсов, Ярмишко, 2005). Уже в 1970-е годы Н. Е. стал писать о потеплении климата и влиянии этого эффекта на древесные растения. В то время далеко не все исследователи всерьез относились к этой проблеме. Влияние потепления климата на растения стало отмечаться в многочисленных научных трудах лишь спустя годы и десятилетия, когда проблема стала более очевидной. Выявленные Н. Е. Булыгиным климатическая и связанная с ней фенологическая тенденции в последнюю четверть XX в. показали изменение уровня ритмо-адаптивных связей растений в условиях потепления климата. В результате у многих термофильных и в прошлом считавшихся непригодными для культуры в С.-Петербурге и под С.-Петербургом интродуцентов повысилась зимостойкость. С.-Петербургская лесотехническая академия (далее ЛТА) — известный эталонный фенологический стационар, где накоплены самые длительные в России и странах бывшего СССР ряды непрерывных фенологических наблюдений за дендрофеноиндикаторами.

Как отмечал сам Николай Евгеньевич (Булыгин, 1996а), «Лесное» — старинное название северной части С.-Петербурга, в которой расположена Лесотехническая

академия. Дендрологам сад и арборетум ЛТА известен как крупный центр интродукционных испытаний древесных растений в таежной зоне России. Фенологи считают «Лесное» старейшим в стране фенологическим стационаром. Несколько поколений исследователей здесь проводят целенаправленные фенологические наблюдения уже свыше 160 лет. Всего в парке ЛТА получено 17 непрерывных рядов длительностью свыше 75 лет по состоянию на 1995 г. (Булыгин, 1996а), а 9 из них превышают полтора века. Именно в этих непрерывных накопленных рядах и заключается фенологическая особенность стационара, где работал, проводил свои наблюдения и дополнял ряды фенонаблюдений Н. Е. Булыгин. В некоторых странах известны и более длительные фенологические наблюдения, но они охватывают всего одно-два явления и содержат много пропусков погодичных фенодат.

Н. Е. Булыгин начал обработку этих рядов с конца 1960-х г., а первые публикации появились в 1970-х годах. Исследованиями Н. Е. Булыгина (Булыгин, Довгулевич, 1974а, б; Булыгин, 1975а, б; Булыгин и др., 1976) установлено, что в «вековых» (1830—1969 гг.) фенологических рядах, характеризующих сезонную динамику ленинградской природы от фенологического времени года «начало весны» до «апогея лета» имеется общая тенденция: наиболее позднее наступление фенодат в середине XIX в., что соответствует периоду наибольшего похолодания климата того столетия и прогрессивно раннее наступление фенодат с 1990-х по конец 1960-х годов, как отражение известного потепления климата. Выявленную линию фенологической тенденции можно рассматривать как нисходящую ветвь достаточно длительного двухвекового фенологического цикла, являющегося зеркальным отражением восходящей ветви соответствующего климатического цикла.

В условиях циклонического климата Ленинграда и области, переходного от морского к континентальному, ритм сезонного развития природы характеризуется высокой изменчивостью. Амплитуда разногодичного варьирования фенодат может достигать 1.5—2 месяца. Эта изменчивость определила необходимость разработки целого ряда методов фенологических прогнозов. Они должны были иметь целью по ранним фитофеноиндикаторам расчетным путем устанавливать вероятную дату наступления интересующих нас феноявлений с учетом метеорологических и биоритмических особенностей текущего года. Проведенное Н. Е. Булыгиным и С. М. Топпер (1977) сравнение эффективности и надежности 3 разных методов прогноза показало, что в условиях Северо-Запада РСФСР более эффективным методом является феноло-статистический.

Н. Е. Булыгин принял участие в Третьем совещании, посвященном ритмике природных явлений, организованном Географическим обществом СССР в 1976 г. (Булыгин, Топпер, 1976). Контрольное прогнозирование с применением феноло-статистического метода свидетельствует о том, что при резко выраженных погодных аномалиях даже в период, для которого составлены корреляционные уравнения связи (1939—1970 гг.), фактическая ошибка прогноза хотя и не превышает средней квадратической ошибки уравнения, но всегда возрастает. Поэтому Н. Е. представилось целесообразным проанализировать изменчивость ошибок прогноза как проявление изменчивости сопряженных фенологических лагов на 134-летних фенологических рядах за периоды, характеризующиеся наиболее поздними (1861—1880 гг.) и ранними (1921—1940 гг.) датами. Оказалось, что при позднем наступлении фенодат-индикаторов наблюдается увеличение фенолагов как следствие замедленного темпа сезонного развития растений. В результате этого наблюдается устойчивое опережение расчетных фенодат по сравнению с фактическими. Это означает, что при позднем наступлении фенодат-индикаторов теорети-

ческую ошибку прогноза можно уменьшить практически вдвое, учитывая только ее положительное значение.

На VIII Дендрологическом конгрессе социалистических стран Н. Е. Булыгин (1982) впервые ввел в научную терминологию понятие биоклиматической цикличности (БКЦ) и в дальнейшем развивал это направление науки. Под этим он понимал цикличность реакции древесных растений на короткопериодные колебания климата с учетом возрастной изменчивости самой этой реакции. Интегральным показателем БКЦ разных типов служат даты наступления фенологического периода и температуры воздуха смежных теплой и холодной частей года. Наиболее отчетливо БКЦ выражается при сопоставлении двух альтернативных биоклиматических циклов — раннетеплых и позднехолодных, индикаторами которых служат фенодаты начала «пыления» ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) или орешника (*Corylus avellana* L.) или сокодвижения березы (*Betula pendula* Roth, *B. pubsescens* Ehrh.). Биоклиматическая цикличность — это сложное сочетание климатической и сопряженной с ней дендрофенологической цикличности в связи с многолетней изменчивостью биологических свойств растений. Именно проявление БКЦ определяет временну́ю изменчивость как разных показателей адаптированности растений, так и оценок результатов интродукции и перспективности интродуцентов для разведения (Булыгин, 1996б; Булыгин, Фирсов, 1998; Булыгин, Калугин, 1998).

Н. Е. Булыгин опирался на работы своих предшественников и на достижения науки о ритмичности природных процессов. В статье Г. Е. Шульца (1978) «Фенологические наблюдения — индикатор циклических колебаний климата» были приведены рекогносцировочные материалы, которые ставили на порядок дня систематические исследования по краткосрочным фенологическим, а следовательно, и климатическим циклам. К тому времени был сделан анализ на цикличность наиболее длинных многолетних рядов фенологических наблюдений. Были выявлены следующие, не остающиеся вполне постоянными циклы: 2 года, 3.5 года, 7—8 лет, 16 лет и 31 год.

Как известно, ритмичность является существеннейшим фактором изменчивости природных условий во времени и пространстве. С одной стороны, она присуща почти всем процессам в ландшафтной оболочке Земли, а с другой — именно закономерности ритмичности дают возможность предвидеть пути поступательного развития или изменчивости тех или иных интересующих нас природных явлений в перспективе (Шнитников, 1976). Явления ритмичности природных процессов привлекали и привлекают внимание все более широкие круги ученых как в России, так и за рубежом. Как справедливо отмечает Е. В. Максимов (1976), необходимо различать 3 категории явлений: периодичность, цикличность и ритмичность. Первая подразумевает равновеликий характер временны́х интервалов. Вторая — возвращение системы в исходное положение, хотя бы и через разные промежутки времени. Третья, т. е. собственно ритмичность, напоминая одновременно и периодичность, и цикличность, никогда не бывает хронологически строга и никогда не приводит систему в точности в исходное положение. В научной литературе понятия ритмичности и цикличности часто выступают как синонимы. По существу под ритмичностью подразумевают сложный и поэтому неправильный волновой процесс. Явление ритмичности относится к числу фундаментальных закономерностей природы. Ритмичность присуща широкому кругу явлений космического, геофизического и биологического характера, в том числе явлениям ландшафтной оболочки Земли в их изменчивости от нескольких лет до многих тысячелетий.

Среди внутривековых известны полтора десятка ритмов продолжительностью от 2—3 до 30—40 лет (Максимов, 1976). Установлено, что существует близкий

к периодичности ритм продолжительностью примерно в 3.5 года. Однако проявляется он не на «нулевом» фоне, а интерферирует с ритмом продолжительностью в 11 лет (Максимов, 1976). Именно этот последний фоновый для натурального ритм и вызывает нарушение правильности проявления натурального ритма.

Солнечная активность представляет собой сложный ритмический (полициклический) процесс, основными составляющими которого являются 5—6-, 11-, 22- и 80—90-летний циклы. Главный цикл — 11-летний, отчетливо видный в пятнообразовательной деятельности Солнца (числа Вольфа). Вековой, или 80—90-летний цикл модулирует амплитуды 11-летних циклов, 22-летний цикл проявляется в изменении распределения магнитных полей на Солнце, а также в чередовании более и менее интенсивных 11-летних циклов и в объединении четного и нечетного 11-летних циклов в один двойной цикл. 5—6-летний цикл виден в корпускулярной активности Солнца (возмущения магнитного поля Земли) (Оль, 1976). В колебаниях атмосферной циркуляции и в обусловленных ими элементах климата (температура, давление, осадки) отчетливо проявляются все ритмы солнечной активности, но характер этих проявлений различен в разных участках земной поверхности. Гелиообусловленные ритмические колебания климата приводят к соответствующим изменениям в физико-географических факторах, влияющих на состояние ландшафтной оболочки Земли. К таким факторам относятся увлажненность земной поверхности, уровень Мирового океана и состояние ледников, уровни озер, состояние грунтовых вод, сток рек, прирост деревьев. 22-летнюю цикличность в дендрохронологических данных отмечали Т. Т. Битсвинкас, Н. В. Ловелиус, С. И. Костин, Е. В. Максимов и Н. Н. Максимова (Оль, 1976). В 1900 г. американский астроном Э. У. Браун выдвинул концепцию, согласно которой главной причиной изменения численности солнечных пятен являются приливы на Солнце, вызываемые действием приливообразующих сил Меркурия, Венеры, Земли, Юпитера и Сатурна. В частности, он показал, что учет совместного действия приливообразующих сил Юпитера и Сатурна позволяет объяснить главный период изменения численности пятен, близкий к 11 годам, и что действие сил трех других названных планет также влияет на изменение количества пятен во времени (Ржонскицкий, 1976). В последние десятилетия выводы Брауна были подтверждены многими другими исследователями. Как отмечает С. Л. Афанасьев (1976), 11—12-летние пульсации геологических процессов на Земле хорошо увязываются с 11-летней периодичностью солнечной активности, которая, в свою очередь, по-видимому, связана с периодом обращения Юпитера вокруг Солнца (11, 86 лет). Точно так же как Луна влияет на приливные явления в атмосфере, гидросфере и литосфере Земли, планеты Солнечной системы вызывают возмущение атмосферы Солнца, усиливая процессы, приводящие к образованию солнечных пятен, и через Солнце контролирующие процессы, происходящие на Земле.

Таким образом, одним из важных результатов многолетнего фенологического мониторинга в «Лесном» явилась возможность оценки вековых изменений биоклиматических условий Петербурга и в целом всего региона под влиянием известного потепления климата в XX в. (Булыгин и др., 1986). Н. Е. Булыгиным совместно с коллегами, сотрудниками кафедры ботаники и дендрологии, преподавателями кафедры высшей математики ЛТА была выполнена серия работ по математическому моделированию динамики различных фенологических процессов, феноградиентов, биофенологической, эколого-фенологической и фенолого-климатической сопряженности на основании многолетних дендрофенологических данных, накопленных в парке ЛТА и других районах России и метеорологической информации. Это позволило разработать и апробировать ряд методов долгосрочных

прогнозов динамики продвижения фронта фенопроцессов, динамики наступления феноэтапов года с приуроченными к нему агротехническими мероприятиями, динамики наступления хозяйственно важных фенофаз растений. Это позволило проследить современные фенологические тенденции и направления ожидаемой погоды.

Уровни адаптированности растений и оценка их перспективности для разведения в значительной степени связаны с тем, проводятся ли испытания в раннетеплый или в позднехолодный биоклиматический цикл (Булыгин, 1996б; Булыгин, Калугин, 1998; Булыгин, Фирсов, 1998). Причины противоречивости результатов исследований кроются в высокой изменчивости самой зимостойкости, одним из факторов которой является биоклиматическая цикличность. Она обусловливает повторяемость погодичных биометеорологических ситуаций разных типов от благоприятных до критических по отношению к интродуцентам, чем в конечном итоге определяется временна́я амплитуда изменчивости их зимостойкости, как и других показателей уровней адаптированности. Поэтому региональный анализ проявлений БКЦ с учетом фенологической периодизации года должен стать обязательным элементом исследований при интродукции деревянистых биоморф, особенно деревьев лесного типа и лиан. Региональный анализ проявления БКЦ и воздействия ее на интродуценты представляется необходимым элементом комплекса проводимых интродукционных испытаний, оценки перспективности интродуцентов для разведения, их репродуктивной способности, организации семеноводства и выращивания семенного потомства.

Продолжение исследований по биоклиматическому мониторингу особенно актуально в настоящее время. В условиях меняющегося климата и прогрессирующего его потепления могут значительно измениться границы агроклиматических районов и зон зимней устойчивости древесных растений. В результате чего перспективными для озеленения как С.-Петербурга, так и других городов России могут стать более теплолюбивые растения. Заметно может возрасти число видов и форм, пригодных для дендрологических коллекций, зимостойкость которых позволяет им расти в открытом грунте. Хотя потепление климата далеко не всегда и не во всех случаях благоприятно для интродуцированных растений, оно открывает более широкие возможности как для первичной, так и повторной интродукции. Это дает возможность выращивать больше видов из семян местной репродукции и способствует в конечном счете их акклиматизации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьев С. Л. Возможные причины пульсации и цикличности геологических процессов // Ритмика природных явлений (Тез. докл. к III совещ., Ленинград, 30 ноября 1976 г.). Л., 1976. С. 27—30.

Булыгин Н. Е., Довгулевич З. Н. Некоторые результаты математического анализа вековых фенологических рядов // Сб. законч. науч.-исслед. работ ЛТА. Вып. 2. Л., 1974а. С. 36—40.

Булыгин К. Е., Довгулевич З. Н. О фенологической тенденции и цикличности в «вековых» фенологических рядах на Северо-Западе России // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Сб. науч. тр. ЛТА. Вып. 3. Л., 1974б. С. 25—33.

Булыгин Н. Е. Исследование тенденции и цикличности в фенологических рядах в связи с фитофенологическим прогнозированием на Северо-Западе России // Физико-географическое районирование и прогнозирование. Л., 1975а. С. 32—36.

Булыгин Н. Е. Тенденция и цикличность в вековых фенологических рядах: Тез. 12-го Междунар. ботан. конгресса. Л., 1975б. С. 179.

Булыгин К. Е., Топпер С. М. Сезонная сопряженность фитофеноиндикаторов на фоне циклических колебаний климата // Ритмика природных явлений (Тез. докладов к III совещ., Ленинград, 30 ноября 1976 г.). Л., 1976. С 144—147.

Булыгин Н. Е., Бердникова С. В., Михалкина Л. Г. Цикличность в фитоценологических рядах и ее индикационное значение // Лесное хозяйство, лесная, деревообрабатывающая и целлюлозно-бумажная промышленность. Сб. статей о законч. науч.-исслед. работах ЛТА. Вып. 4. Л., 1976. С. 8—10.

Булыгин Н. Е., Топпер С. М. Сравнительная эффективность разных методов фенопрогнозов и их использование в проверке массовой фенологической информации // Докл. IV Межведомств. совещ. по фенологич. прогнозир. Л., 1977. С. 13—17.

Булыгин Н. Е. Биоклиматическая цикличность и зимостойкость древесных интродуцентов: Тез. докл. VIII Дендрол. конгресса соц. стран. Тбилиси, 1982. С. 219.

Булыгин Н. Е., Ловелиус Н. В., Фирсов Г. А. Биологические особенности видов рода *Acer* (*Aceraceae*), культивируемых в Ленинграде, и изменения климата // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 71—78.

Булыгин Н. Е. Полтора века фенологического мониторинга в Лесном // Изв. С.-Петербургской лесотехнической академии. Вып. 4 (162). СПб., 1996а. С. 166—175.

Булыгин Н. Е. Короткопериодные колебания климата и интродукция растений // Тр. I Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению, 25—30 ноября 1996 года. СПб., 1996б. С. 113.

Булыгин Н. Е., Калугин Ю. Г. Биоклиматическая цикличность как фактор хронологической изменчивости показателей адаптации древесных интродуцентов // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков (Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26—29 мая 1998 г.), С.-Петербург. Т. 2. СПб., 1998. С. 277—278.

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. Биоклиматическая цикличность и адаптация древесных растений муссонного климата при интродукции их на Северо-Запад России // Матер. Междунар. конф., посвящ. 50-летию Бот. сада — Ин-та ДВО РАН. Владивосток, 1998. С. 157—160.

Максимов Е. В. Ритмичность природных явлений // Ритмика природных явлений (Тез. докл. к III совещанию, Ленинград, 30 ноября 1976 г.). Л., 1976. С. 5—8.

Оль А. И. Ритмичность воздействия солнечной активности на ландшафтную оболочку Земли // Ритмика природных явлений (Тез. докл. к III совещанию, Ленинград, 30 ноября 1976 г.). Л., 1976. С. 15—17.

Ржонсницкий В. Б. Приливы на Солнце и их влияние на геофизические процессы // Ритмика природных явлений (Тез. докл. к III совещанию, Ленинград, 30 ноября 1976 г.). Л., 1976. С. 23—27.

Фирсов Г. А. Памяти Николая Евгеньевича Булыгина (12 VIII 1924—22 V 2002) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 186—190.

Фирсов Г. А., Ярмишко В. Т. Николай Евгеньевич Булыгин как дендролог и фенолог // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 604—621.

Шнитников А. В. Предисловие // Ритмика природных явлений (Тез. докл. к III совещанию, Ленинград, 30 ноября 1976 г.). Л., 1976. С. 3—4.

Шульц Г. Э. Фенологические наблюдения — индикатор циклических колебаний климата // Изв. Всесоюзн. географ. общ-ва. № 6. 1978. С. 498—504.

Ярмишко В. Т. Николай Евгеньевич Булыгин. К 75-летию со дня рождения // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 134—140.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+58) : 58

© Т. Г. Полозова, И. Н. Сафронова, Т. М. Королева, В. В. Петровский, О. В. Хитун

ПАМЯТИ ЕВГЕНИИ АЛЕКСАНДРОВНЫ ХОДАЧЕК (19.12.1941—15.02.2009)

T. G. POLOZOVA, I. N. SAFRONOVA, T. M. KOROLEVA, V. V. PETROVSKY, O. V. KHITUN. IN MEMORIAM: EVGENIA ALEXANDROVNA KHODACHEK (19.12.1941—15.02.2009)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
193746 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 15.04.2009

15 февраля 2009 г. не стало Е. А. Ходачек, старшего научного сотрудника Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, кандидата биологических наук, крупного специалиста в области репродуктивной биологии растений Арктики.

Евгения Александровна — выпускница кафедры ботанической географии географического факультета Ленинградского государственного университета (ЛГУ), в 1967 г. поступила в аспирантуру БИН (к профессору Б. А. Тихомирову), после окончания которой в 1969 г. была зачислена в штат Лаборатории Крайнего Севера. Тема кандидатской диссертации, успешно защищенной в 1974 г., была посвящена малоизученной и важной проблеме семенной репродукции растений Арктики. Свою исследовательскую деятельность Е. А. начинала еще студенткой на Таймырском биогеоценологическом стационаре в устье р. Тарея. Большой удачей для нее была работа в коллективе высококвалифицированных специалистов разного профиля, собранных Б. А. Тихомировым для комплексного изучения Арктики по международной программе «Тундровый Биом». Среди геоботаников на стационаре, кроме Б. А. Тихомирова, работали такие известные исследователи, как В. Д. Александрова и Х. Х. Трасс. Это сотрудничество способствовало формированию Е. А. как исследователя, расширению ее научного кругозора. Свойственные Е. А. целеустремленность, любознательность, трудолюбие и тщательность позволили глубоко вникнуть в суть проблемы репродукции растений, освоить новые для нее методы исследования.

Север с его природой околдовал и приворожил Е. А. С первых же экспедиций она полюбила Арктику и почти ежегодно выезжала в самые труднодоступные высокоширотные районы (архипелаг Северная Земля, острова Уединения, Визе, Андрея, северное побережье Таймыра).

Исследование репродуктивной биологии арктических цветковых растений было главным направлением научной деятельности Е. А. в течение всей жизни. Ее отличал многосторонний подход к проблеме, стремление изучить все составляющие репродукционного процесса, начиная от заложения цветочных почек до распро-



странения семян, включая ритм цветения, способы опыления, семенную продуктивность на разных этапах формирования, условия прорастания и жизнеспособность семян, запас семян в почве, наблюдение за всходами. Все эти показатели изучались в связи с различными факторами, влияющими на репродукцию растений, — генетическими, эколого-ценотическими, метеорологическими, географическими.

Е. А. с полным правом можно назвать уникальным специалистом — объема выполненных исследований хватило бы на целую лабораторию. Сезонное развитие генеративной сферы — процесс динамичный, требующий постоянной, ритмичной, скрупулезной, самоотверженной работы исследователя, не взирая на северные непогоды, длительные маршруты, физическую усталость. Материал собирался в течение нескольких вегетационных сезонов в зональных широко распространенных фитоценозах, что позволило установить связь с эколого-ценотическими и погодными условиями. Параллельно собирались данные о сезонном ходе температур воздуха и почвы, динамике протаивания мерзлоты. В лабораторных условиях проводились опыты по проращиванию семян, анализировались тысячи собранных цветков и плодов, разбирались образцы для определения банка семян в почвах. Такая работа по единой программе была выполнена ею на 3 стационарах и одном полустационаре в 4 различных подзонах тундровой зоны — высокоарктической, арктической, северной гипоарктической и южной гипоарктической.

Четыре высокоширотные экспедиции Е. А. организовала и провела совершенно самостоятельно, будучи начальником отряда, а задача эта была не из легких. Программа экспедиций на северо-западное побережье Таймыра и острова Северного Ледовитого океана включала не только вопросы репродукции растений, но охватывала значительно более широкий круг проблем, так как эти места ранее практически не посещались ботаниками. В результате были получены новые данные о флоре (в том числе споровых) и растительности этих высокоширотных районов. Было исследовано около 10 локальных флор. Эти материалы использованы в коллективной работе по созданию сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики, в которой она принимала активное участие.

Огромный многолетний материал из разных географических пунктов требовал обобщения. Е. А. разработала ряд новых показателей для отдельных этапов семенной репродукции и для оценки процесса в целом. Ею впервые введен интегральный показатель — генеративная активность вида, включающий семенную продуктивность (процент семеобразования), регулярность плодоношения и жизнеспособность семян (процент прорастания). Этот показатель дает возможность сравнительного изучения репродукции не только на видовом, но и на популяционном и ценотическом уровнях. Он позволил выявить ценотипы и жизненные стратегии и, таким образом, биологическое разнообразие. В ряде статей Е. А. освещает роль семенной репродукции в рекультивации тундровой растительности.

Результаты исследований представлены в многочисленных публикациях (около 70), а также в 15 докладах на различных конференциях. Е. А. Ходачек была приглашенным докладчиком на VI симпозиуме Международного общества биосистематиков (Норвегия, Тромсе, 1995). К сожалению, Е. А. не успела завершить итоговую монографию, над которой она работала в последнее время.

Большую организационную работу в течение 17 лет (1985—2002) выполняла Е. А. в качестве ученого секретаря Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН. Ее ответственность, активность, объективность и доброжелательность вносили свою лепту в атмосферу научного коллектива, в котором она проработала всю жизнь, начиная от лаборанта до старшего научного сотрудника.

Последние годы жизни Е. А. прошли в борьбе с тяжелой болезнью, но при этом она не переставала трудиться, не теряла надежды, не утратила способности радоваться жизни, воодушевлять и подбадривать других. Она была верным другом, эмоциональным, душевно щедрым, отзывчивым и очень скромным человеком, неизменно старалась делать людям добро. Такой она останется в памяти многих, кто ее знал и любил.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ Е. А. ХОДАЧЕК

1969. Растительная масса тундровых фитоценозов Западного Таймыра // Бот. журн. Т. 54. № 7. С. 1059—1073.

1970. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Бот. журн. Т. 55. № 7. С. 995—1009.

1973. К биологии цветения и плодоношения растений Западного Таймыра // Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л. Вып. 2. С. 83—107.

1974. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Л. 24 с.

1978. Семенная продуктивность арктических растений Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л. С. 166—197.

1979. О плодоношении арктических растений (Западный Таймыр) // Бот. журн. Т. 64. № 8. С. 1147—1158.

1980. К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л. С. 105—117.

О периодичности плодоношения растений на Западном Таймыре // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л. С. 118—130.

1984. Некоторые особенности сезонного развития растений и сообществах Северной Земли // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Таллин. С. 183—188.

1985. Запас семян в почвах тундр Таймыра и полярных пустынь Северной Земли // Бот. журн. Т. 70. № 7. С. 896—908.

1986. Основные растительные сообщества западной части острова Октябрьской Революции (Северная Земля) // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1628—1638.

1989. О флоре и растительности островов Андрея, Уединения и Визе (Северный Ледовитый океан) // Бот. журн. Т. 74. № 7. С. 1003—1012. (Совместно с И. Н. Сафроновой).

Флора северо-западного побережья Таймыра (мыс Стерлегова) // Там же. № 9. С. 1267—1278. (Совместно с М. В. Соколовой).

1993. Особенности прорастания семян арктических растений // Бот. журн. Т. 78. № 2. С. 15—27.

Прорастание семян арктических растений // Проблемы репродуктивной биологии растений. СПб. С. 126—134.

1995. Роль репродукции растений в проблеме рекультивации растительного покрова в районах Крайнего Севера // Освоение Севера и проблема рекультивации: Доклады II Междунар. конф. (Сыктывкар, 25—28 апреля 1994 г.). Сыктывкар. С. 313—318.

Особенности репродукции цветковых растений в условиях Арктики // Экосистемы Арктики: структура, адаптации, устойчивость. Петрозаводск. С. 32—42.

Khodachek E. A. Temperature effect on plant reproduction in the Arctic // British Ecological Society Special Symposium: Ecology of Arctic environment (University of Aberdeen, 27—30 March 1995). Aberdeen. P. 74—77.

Reproductive strategies of plants in environments of the Arctic // Ecosystems research report 10. Global change and Arctic terrestrial ecosystems. Brussels; Luxembourg. P. 69—79.

1996. Ивково-осоково-моховая (Tomenthypnum nitens + Carex arctisibirica + Salix polaris) тундра // Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Тундровые сообщества. Новосибирск. С. 207—209.

Лишайники северо-западного побережья полуострова Таймыр (мыс Стерлегова) // Бот. журн. Т. 81. № 2. С. 61—68. (Совместно с И. И. Макаровой).

1997. Seed reproduction in Arctic environments // Opera Botanica. Vol. 132. Copenhagen. P. 129—136.

1998. Role of the Plant Reproduction in Revitalization of Disturbed Ecosystems // Proc. V Int. Symp. on Cold Region Development (ISCORD'97). Anchorage (Alaska). P. 43—47.

2000. Популяционные и ценотические аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 3. С. 432—439.

Khodachek E. A. Seed banks in plant communities on Taymyr and polar deserts Severnaya Zemliya and their effect at renewal of disturbed ecosystems // Proc. V Int. Symp. on Cold Region Development (ISCORD'2000). Anchorage (Alaska). P. 51—57.

2001. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. Т. 86. № 9. С. 1—27. (Совместно с Б. А. Юрцевым, А. Е. Катениным, Т. М. Королевой и др.).

2002. Борис Александрович Юрцев (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 87. № 7. С. 126—144. (Совместно с А. К. Сытиным, О. В. Ребристой).

2004. Ботанико-географическая характеристика широтного профиля Северо-Западного побережья полуострова Таймыр (бассейн реки Ленивой) // Бот. журн. Т. 89. № 4. С. 563—582. (Совместно с М. В. Соколовой).

Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики (по данным сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Там же. № 11. С. 1—39. (Совместно с Б. А. Юрцевым, А. А. Зверевым, А. Е. Катениным и др.).

2006. Репродуктивные стратегии цветковых растений Крайнего Севера и их роль в устойчивом развитии арктических экосистем // Матер. Междунар. конф.: Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере. Кировск. Т. 1. С. 237—240.

Апробация методов сравнительной флористики на базе сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики // Там же. С. 101—105. (Совместно с Т. М. Королевой, А. А. Зверевым, А. Е. Катениным и др.).

2007. Репродуктивные стратегии цветковых растений и биологическое разнообразие (БР) экосистем в условиях Арктики // Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Сыктывкар. С. 181—190.

Семенная репродукция растений в условиях Арктики // Матер. III Всерос. школы-конф. «Актуальные проблемы геоботаники». Петрозаводск. Ч. II. С. 274—279.

Анализ долготного распространения видов, растений в Азиатской Арктике (по данным сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Сыктывкар. С. 63—77. (Совместно с Т. М. Королевой, А. А. Зверевым, А. Е. Катениным и др.).

Соотношение широтных географических фракций и групп в локальных и региональных флорах Азиатской Арктики и прилегающих субарктических территорий // Матер. III Всерос. школы-конф. «Актуальные проблемы геоботаники». Петрозаводск, 2007. Ч. III. С. 256—260. (Совместно с Т. М. Королевой, А. А. Зверевым, А. Е. Катениным и др.).

К вопросу о зональном делении Арктики (Западный Таймыр, бассейн р. Ленивой) // Там же. С. 279—283.

2008. Особенности репродукции цветковых растений Арктики и их репродуктивные стратегии // Матер. XII съезда Русск. ботан. о-ва. Петрозаводск. С. 300—302.

Флористические исследования северо-западного побережья полуострова Таймыр по широтному профилю в бассейне реки Ленивой // Матер. Междунар. науч. конф. «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения», посвящ. 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина (13—16 мая 2008 г., Пенза). Пенза. С. 332—334.

Семенная репродукция растений Крайнего Севера и их репродуктивные стратегии // Матер. конф., посвящ. памяти Р. Е. Левиной «Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений» (октябрь 2008 г., УГПУ, г. Ульяновск). Ульяновск. С. 246—252.

Долготная географическая структура локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Бот. журн. Т. 93. № 2. С. 193—220. (Совместно с Т. М. Королевой, А. А. Зверевым, А. Е. Катениным и др.).

Khodachek E. A. Population and Coenotic Aspects of Plant Reproduction Research in Arctic Conditions // Embryology of flowering plants. Terminology and conceptions. Vol. 3. Science Publisher inc. Field USA, Plymouth. P. 325—330.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 9)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

PLANTAE FOSSIES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2009. VOL. 94. N 9)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2009. Т. 94. № 9)

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» в I полугодии 2010 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась во II полугодии 2009 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2009» (т. 1) в отделениях связи, а также по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях. Государственным университетам предоставляется специальная цена.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики академических организаций, перечисленные выше, для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета.

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек академических организаций (БАН, БЕН), могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на I полугодие 2010 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20 или электронный адрес: uvg@naukaran.ru

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца. Заявки на I полугодие 2010 года принимаются до 01.12.2009 г.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90. Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: bashkirova@maart.ru, uvg@naukaran.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт”»
в I полугодии 2010 года

Химические науки • Биологические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (строго как в Учредительных документах) ____________________

____

Местонахождение: почтовый индекс ______ область (край, респ.) ____________________
город __________ ул. __________ дом ______ корп. __________
код+тел. __________ факс __________ e-mail __________
Полностью почтовый юридический адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ____________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в «Маарт» (если обращались ранее) ____________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70008	Агрохимия	6								850	
70112	Биологические мембраны	3								950	
27233	Биология внутренних вод	2								800	
71151	Биология моря	3								950	
71150	Биоорганическая химия	6								950	
70054	Биохимия	6								1050	
70056	Ботанический журнал	6								1000	
70147	Вопросы ихтиологии	3								1050	
70178	Высокомолекулярные соединения	6								1050	
70211	Генетика	6								1050	
70219	Геохимия	6								950	
70244	Доклады РАН	18								1350	
70284	Журнал аналитической химии	6								1050	
70286	Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	3								1050	
70293	Журнал общей биологии	3								950	
70294	Журнал общей химии	6								1000	
70292	Журнал неорганической химии	6								800	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70301	Журнал органической химии	6								1000	
70296	Журнал прикладной химии	6								1000	
70299	Журнал физической химии	6								1050	
70302	Журнал эволюционной биохимии и физиологии	3								1300	
70333	Зоологический журнал	6								950	
70350	Известия РАН. Серия биологическая	3								1050	
70430	Кинетика и катализ	3								1050	
70438	Коллоидный журнал	3								1050	
71057	Координационная химия	6								950	
70495	Лесоведение	3								950	
70561	Микология и фитопатология	3								900	
70540	Микробиология	3								1050	
70562	Молекулярная биология	3								1050	
88744	Нейрохимия	2								1050	
70359	Неорганические материалы	6								1050	
70617	Нефтехимия	3								1050	
70669	Океанология	3								1050	
70676	Онтогенез	3								800	
70690	Палеонтологический журнал	3								1050	
70743	Паразитология	3								800	
70701	Почвоведение	6								950	
70740	Прикладная биохимия и микробиология	3								1050	
70773	Радиационная биология. Радиоэкология	3								1050	
70777	Радиохимия	3								1100	
70786	Растительные ресурсы	2								1300	
71024	Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова	6								1100	
15590	Российский иммунологический журнал	2								300	
70810	Сенсорные системы	2								800	
70981	Теоретические основы химической технологии	3								1050	
71003	Успехи современной биологии	3								800	
71007	Успехи физиологических наук	2								1050	
71025	Физиология растений	3								1050	
71152	Физиология человека	3								1050	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70335	Физикохимия поверхности и защита материалов	3								950	
71068	Химическая физика	6								950	
71051	Химия высоких энергий	3								950	
71052	Химия твердого топлива	3								1050	
71063	Цитология	6								1300	
71113	Электрохимия	6								1050	
71110	Энтомологическое обозрение	2								1300	

ВСЕГО заказано журналов на сумму: ____________________

(*прописью*)

____

НДС в том числе. Оплату гарантируем на расчетный счет Издательства «Наука» РАН в течение 5 банковских дней после получения счета.

____

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «Маарт». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"» в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять по адресу: 117997 Москва, ГСП-7, Профсоюзная ул., 90, ком. 430; e-mail: bashkirova@maart.ru

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: bashkirova@maart.ru, uvg@naukaran.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт”»
в I полугодии 2010 года

Физика. Математика. Астрономия • Геология. Технические науки. • Географические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (строго как в Учредительных документах) ____________________
____
Местонахождение: почтовый индекс__________ область (край, респ.) ____________________
город____________ ул.____________ дом ______корп. ____________
код+тел.____________ факс __________ e-mail ____________________
Полностью почтовый юридический адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ____________________
____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в «Маарт» (если обращались ранее) ____________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70001	Автоматика и телемеханика	6								950	
70010	Акустический журнал	3								1100	
70237	Алгебра и анализ	3								1200	
70030	Астрономический вестник	3								800	
70024	Астрономический журнал	3								950	
70053	Биофизика	3								950	
70134	Водные ресурсы	3								950	
70162	Вулканология и сейсмология	3								950	
70217	Геология рудных месторождений	3								1050	
70218	Геомагнетизм и аэрономия	3								1050	
70215	Геоморфология	2								950	
70228	Геотектоника	3								1050	
70393	Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология	3								1050	
70253	Дефектоскопия	6								850	
70239	Дискретная математика	2								700	
70244	Доклады РАН	18								1350	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70287	Журнал вычислительной математики и математической физики	6								900	
70298	Журнал технической физики	6								1100	
70303	Журнал эксперименальной и теоретической физики	6								1050	
64235	Вестник Южного научного центра РАН	2								400	
70324	Записки Российского минералогического общества	3								1300	
70406	Известия РАН. Механика жидкости и газа	3								1050	
70408	Известия РАН. Механика твердого тела	3								1050	
70351	Известия РАН. Серия географическая	3								1050	
70355	Известия РАН. Серия математическая	3								950	
70356	Известия РАН. Серия физическая	6								1050	
70405	Известия РАН. Теория и системы управления	3								1050	
70360	Известия РАН. Физика атмосферы и океана	3								1050	
70407	Известия РАН. Энергетика	3								1050	
70363	Известия Русского географического общества	3								800	
70420	Исследования Земли из космоса	3								1050	
70459	Космические исследования	3								950	
70447	Кристаллография	3								1050	
70493	Литология и полезные ископаемые	3								950	
70560	Математические заметки	6								600	
70512	Математический сборник	6								700	
70502	Математическое моделирование	6								700	
70571	Микроэлектроника	3								800	
70670	Оптика и спектроскопия	6								1050	
70642	Петрология	3								950	
70760	Письма в «Астрономический журнал»	6								800	
70768	Письма в «Журнал технической физики»	12								1600 (за месяц)	
70304	Письма в «Журнал экспериментальной и теоретической физики»	6								950	
70748	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейронные исследования	6								800	
70706	Прикладная математика и механика	3								1050	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70556	Проблемы машиностроения и надежности машин	3								800	
70741	Проблемы передачи информации	2								800	
70776	Радиотехника и электроника	6								1050	
70797	Расплавы	3								800	
73390	Стратиграфия. Геологическая корреляция	3								950	
70982	Теоретическая и математическая физика	6								700	
70965	Теория вероятностей и ее применения	2								950	
70967	Теплофизика высоких температур	3								1050	
71002	Успехи математических наук	3								800	
70361	Физика Земли	6								1050	
71034	Физика и техника полупроводников	6								1200	
71059	Физика и химия стекла	3								1300	
71033	Физика металлов и металловедение	6								950	
71058	Физика плазмы	6								1050	
71023	Физика твердого тела	6								1400	
71036	Функциональный анализ и его приложения	2								650	
71140	Ядерная физика	6								1050	

ВСЕГО заказано журналов на сумму:

(*прописью*)

НДС в том числе. Оплату гарантируем на расчетный счет Издательства «Наука» РАН в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «Маарт». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт“» в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять по адресу: 117997 Москва, ГСП-7, Профсоюзная ул., 90, ком. 430; e-mail: bashkirova@maart.ru

«Наука»

Индекс
70056

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка индивидуального подписчика
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» в I полугодии 2010 г. с доставкой по почте через ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"» ____________________

Ф.И.О. (полностью) ____________________
Место работы и должность ____________________
Полный почтовый адрес ____________________
телефон ____________________ e-mail ____________________

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в «Маарт» (если обращались ранее) ____________________

Индекс	Наименование журналов	На 2010 год по месяцам (отметьте крестиком)						Кол-во комплектов	Итого: сумма в рублях
		январь	февраль	март	апрель	май	июнь		
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	

М. П.

Заполните заявку (копию заявки) и отправьте письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90 или по факсу (495) 420-22-20, 334-76-50. Информацию о ценах можно узнать в заявках на специальную подписку, разосланную в организации, или по телефону для справок: (495) 334–74–50 или электронный адрес: bashkirova@maart.ru, uvg@naukaran.ru.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится через отделение банка или почтовым переводом только после получения подписчиком счета с банковскими реквизитами от ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"» — официального распространителя изданий издательства «НАУКА». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится ЗАО «Межрегиональный дистрибьютор прессы „Маарт"» в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в «Маарт» по адресу: e-mail: bashkirova@maart.ru

ISSN 0006–8136 Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 9. 1257—1416.